2

COURS

D'ÉLECTRO-PHYSIOLOGIE.

L'Auteur et l'Éditeur de cet ouvrage se réservent le droit de le traduire ou de le faire traduire en toutes les langues. Ils poursuivront, en vertu des lois, décrets et traités internationaux, toute contrefaçon, soit du texte, soit des gravures, ou toute traduction faite au mépris de leurs droits.

Le dépôt légal de cet ouvrage a été fait à Paris dans le cours du mois de Mai 1858, et toutes les formalités prescrites par les traités sont remplies dans les divers États avec lesquels la France a conclu des conventions littéraires.

Tout exemplaire du présent ouvrage qui ne porterait pas, comme ci-dessous, la griffe du libraire-éditeur, sera réputé contrefait. Les mesures nécessaires seront prises pour atteindre, conformément à la loi, les fabricants et les débitants de ces exemplaires.

Mallet-Bachelier

PARIS. — IMPRIMERIE DE MALLET-BACHELIER,
rue du Jardinet, 12.

COURS

D'ÉLECTRO-PHYSIOLOGIE,

PAR

M. Ch. MATTEUCCI.

PROFESSÉ A L'UNIVERSITÉ DE PISE EN 1856.

PARIS,

MALLET-BACHELIER, IMPRIMEUR-LIBRAIRE

DU BUREAU DES LONGITUDES, DE L'ÉCOLE IMPÉRIALE POLYTECHNIQUE,

QUAI DES AUGUSTINS, 55.

1858.

L'Auteur et l'Éditeur de cet ouvrage se réservent le droit de traduction.

A M. LE BARON ALEXANDRE DE HUMBOLDT,

A BERLIN.

MONSIEUR,

En vous priant encore une fois de me permettre que votre nom soit placé en tête de cette nouvelle édition de mon *Traité d'électro-physiologie,* j'ai voulu rendre hommage au Savant dont les expériences sur l'électricité animale resteront désormais dans la science à côté de celles de Galvani et de Volta, et en même temps vous témoigner publiquement ma reconnaissance pour les conseils et les encouragements que vous m'avez prodigués au commencement de ma carrière scientifique. Autrefois, dans une circonstance semblable, j'avais été heureux de pouvoir associer votre nom à celui du grand homme qui était pour vous l'objet d'un culte d'admiration et d'amitié; pour moi, qui ai partagé si vivement ces sentiments, la faveur que vous m'avez accordée avec tant de bienveillance a aussi le prix d'un signe de respect à sa mémoire vénérée.

Recevez donc de nouveau mes plus vifs remercîments, et agréez les vœux ardents que je fais pour que la Providence vous conserve à la gloire de la science et de votre illustre patrie.

C. MATTEUCCI.

Pise, 2 octobre 1857.

Digitized by the Internet Archive
in 2015

https://archive.org/details/b22284102

TABLE DES MATIÈRES.

Pages.

DÉDICACE V

AVERTISSEMENT I

PREMIÈRE LEÇON.

De l'action physiologique de l'électricité 17

DEUXIÈME LEÇON.

Sur la fonction électrique de certains poissons 57

TROISIÈME LEÇON.

De l'électricité animale 81

QUATRIÈME LEÇON.

Sur les phénomènes électriques de la contraction musculaire. 127

CINQUIÈME LEÇON.

De la respiration musculaire sous l'influence de la contraction. Relation entre le courant électrique et la force nerveuse 149

AVERTISSEMENT.

Il y a environ seize ans, je publiais en français un petit livre sous le titre d'*Essai sur les phénomènes électriques des animaux*, dans lequel j'avais réuni mes divers Mémoires sur la fonction électrique de la torpille, sur le courant propre de la grenouille et sur l'action physiologique du courant électrique.

Encouragé par l'approbation que l'Académie (1) avait accordée à ces recherches, et étant déjà familiarisé à cette époque avec des méthodes qu'on n'avait pas employées jusqu'alors dans les expériences d'électro-physiologie, et qui étaient les seules qui pussent conduire à des résultats nets et rigoureux, je me livrai pendant

(1) Rapport de M. Becquerel, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1837, t. V, p. 788.

plusieurs années presque uniquement à l'étude de l'électricité animale.

Vers la fin de 1841, et dans le commencement de 1842, j'étais parvenu à établir, par des expériences incontestables, les phénomènes principaux de l'électricité musculaire, c'est-à-dire la véritable nature du courant de la grenouille, le courant qui existe entre l'intérieur et la surface du muscle vivant et l'excitation d'un nerf en contact avec un muscle pendant l'acte de la contraction (1).

Les hautes distinctions accordées par l'Académie des Sciences et par la Société royale de Londres à ces découvertes, qui avaient tiré de l'obscurité et de l'incertitude une partie de la physique depuis longtemps oubliée, m'imposaient le devoir de continuer et de perfectionner mes expériences. Il fallait d'abord coordonner toutes mes recherches d'électro-physiologie, et en même temps je devais varier et répéter un grand nombre de nouvelles expériences dont je n'avais pas assez approfondi les analogies. Telle fut l'origine d'un livre (2), auquel un titre plus modeste aurait été mieux approprié, le *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux*, enrichi d'un Mémoire important de M. Savi sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la torpille.

Depuis 1844 jusqu'à l'année dernière, je n'ai jamais

(1) *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 6 septembre 1841, 21 février et 24 octobre 1842.

(2) *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux.* Paris, 1844.

cessé de m'occuper d'électro-physiologie, et en effet j'ai, dans ce temps, successivement publié, dans les *Philosophical transactions* de la Société Royale, dix Mémoires sur divers arguments d'électricité animale. Tout dernièrement encore, j'ai réussi à établir la véritable nature du phénomène découvert en 1842 et que j'avais appelé *contraction induite*, et à démontrer et mesurer les phénomènes chimiques de la respiration musculaire pendant la contraction.

Ces progrès nouveaux de l'électro-physiologie et les découvertes importantes de M. du Bois-Reymond sur le même argument, m'ont engagé à publier le Cours spécial que j'ai fait cette année à l'université de Pise sur l'électro-physiologie.

L'étude si étendue de l'action physiologique du courant électrique forme l'objet de la première leçon, dans laquelle j'ai recueilli, sous forme de propositions, les seuls résultats bien établis que la science possède aujourd'hui. J'ai décrit dans cette leçon, avec les détails nécessaires, les nouvelles expériences par lesquelles je crois être arrivé à établir cette importante proposition : « Dans certains cas bien déterminés, la contraction excitée par le passage d'un courant électrique dans un muscle ou dans son nerf est approximativement proportionnelle à l'intensité du courant. »

La deuxième leçon comprend l'étude de la fonction électrique de certains poissons ; j'ai exposé dans cette leçon mes expériences sur la torpille, après les avoir répétées et vérifiées avec le plus grand soin. J'espère être arrivé à comprendre toutes les particularités de la fonc-

tion des poissons électriques sous un seul principe, qui n'est pas sans relation avec les autres faits d'électricité animale, c'est-à-dire la polarisation électrique développée dans l'organe élémentaire par le courant nerveux centrifuge, d'après certaines lois qui ont quelque analogie avec celles de l'action électro-magnétique.

La troisième leçon est sur l'électricité animale, et traite presque entièrement de la force électro-motrice des muscles vivants et des lois de cette force. Dans cette leçon, les matières sont aussi divisées et traitées sous forme de propositions, et on y trouvera un grand nombre de nouvelles expériences et des considérations sur les propriétés de l'électro-moteur musculaire.

La quatrième leçon a pour objet le développement de l'électricité pendant l'acte de la contraction, et la description des particularités les plus importantes du phénomène de la *contraction induite*, les recherches et les résultats de M. du Bois-Reymond sur ce sujet, et enfin l'exposition de mes dernières expériences, qui ne laissent aucun doute sur la nature de ce phénomène, qui est une véritable décharge électrique ayant lieu dans le muscle au moment de la contraction.

Dans la cinquième et dernière leçon, j'ai exposé mes expériences sur la respiration musculaire et sur l'exaltation de ce phénomène pendant la contraction. En montrant les analogies qui existent entre l'électricité et la force nerveuse, j'ai eu principalement pour but de faire voir que les actions chimiques de la vie étaient accompagnées, comme celles qui se produisent dans

la nature inorganique, du développement de l'électricité, de la chaleur et de la cause du mouvement.

En jugeant d'après la petite étendue de cet ouvrage, on pourrait douter des progrès de l'électro-physiologie; mais nous espérons que la lecture de ces leçons fera disparaître ce doute, et montrera au contraire que cette science, qui, il y a quelques années, était si obscure et si incertaine, possède aujourd'hui des méthodes rigoureuses et quelques faits généraux qui en rendent l'exposition plus facile et plus concise.

Nous savons bien que, malgré ces progrès de l'électro-physiologie, nous ne sommes arrivés ni à une théorie ni à la découverte d'un de ces *faits élémentaires* sur lesquels les théories ou les explications physiques sont fondées; encore moins ces progrès ont-ils pu réaliser les espérances de ces savants qui, n'ayant pas l'esprit habitué à la manière de procéder des sciences expérimentales, exigent que l'électro-physiologie leur fournisse immédiatement la connaissance de la force nerveuse ou de son identité avec l'électricité.

L'électro-physiologie, qui forme aujourd'hui un long chapitre de tous les traités de physique et de physiologie, ne possédait, il y a vingt ans, que les expériences fondamentales faites par Galvani et par M. de Humboldt, vers la fin du siècle passé, sur la contraction excitée dans une grenouille par le contact entre ses muscles et ses nerfs, et la découverte faite en 1827 par Nobili d'un courant électrique qui se développe dans les mêmes circonstances.

L'électro-physiologie, fondée aujourd'hui sur des

expériences aussi exactes et aussi rigoureuses que celles des autres parties de la physique, décourageait, il y a vingt ans, tous les expérimentateurs (1).

Nous savons aujourd'hui que chaque élément de la fibre musculaire est, à l'état de vie, un électro-moteur dont les propriétés électriques se manifestent dans certaines conditions déterminées de forme et de composition du tissu musculaire ; nous savons que cet électro-moteur produit, pendant l'acte de la contraction, des effets électriques particuliers, comme s'il était doué de la même fonction que l'organe des poissons électriques; nous

(1) Les expériences faites et publiées à Pise, en 1838, par MM. Puccinotti et Pacinotti sont, de toutes les recherches tentées sur l'électro-physiologie avec l'aide du galvanomètre, les seules qui méritent d'être rappelées après l'expérience de Nobili.

Si on se reporte au temps où ces deux savants expérimentèrent, on trouvera surtout remarquable la précaution qu'ils prirent et qu'ils recommandèrent de plonger dans l'eau les extrémités de platine du galvanomètre, avant et après avoir fait l'expérience sur les parties animales, afin de s'assurer de l'état des électrodes et de pouvoir exclure les courants dus aux lames métalliques de ceux qu'on recherche dans les animaux. Avec cette méthode, ils sont arrivés, dans le plus grand nombre de leurs expériences, à ce résultat important, c'est-à-dire qu'en plongeant une lame du galvanomètre dans le cerveau ou les nerfs et l'autre dans le muscle, on a, dans presque tous les cas, un courant qui était dirigé dans le galvanomètre du nerf ou du cerveau au muscle. Si ce fait eût été mieux examiné, si son analyse avait prouvé, comme je l'ai fait dans mon Mémoire sur le courant propre de la grenouille publié à cette époque, que le muscle est le vrai électro-moteur, formé de l'intérieur et de la surface du muscle, et que les nerfs n'agissent dans cette expérience que comme un mauvais conducteur uni au muscle, on devrait dire que les deux observateurs de Pise ont été des premiers à découvrir une des propriétés les plus remarquables de l'électro-moteur musculaire.

savons enfin que les fibres nerveuses ont un pouvoir électro-moteur analogue à celui des fibres musculaires et que la contraction excitée par le courant électrique qui agit sur les nerfs et sur les muscles, détermine certains changements chimiques qui sont très-probablement de la même nature que ceux auxquels on doit le pouvoir électro-moteur des muscles et des nerfs.

Ces connaissances, et beaucoup d'autres moins importantes et tout aussi bien établies, dues aux progrès récents de l'électro-physiologie, sont, en vérité, encore loin des lois élémentaires et des théories que nous possédons dans les autres parties de la physique ; mais si l'on réfléchit sur l'obscurité et sur la complication indispensablement liées à tous les phénomènes de l'organisme vivant, et sur les grandes difficultés qu'on a dû rencontrer pour établir ces connaissances sur des expériences rigoureuses et d'un résultat facile et certain, on doit reconnaître toute l'importance des analogies qu'on entrevoit déjà entre ces connaissances et les théories physiques, et les considérer comme le fondement nécessaire à de plus grandes découvertes.

Quant à moi, je remercie la Providence de m'avoir permis de contribuer à la découverte des phénomènes principaux sur lesquels se fonde l'électro-physiologie ; et comme tout me porte à croire que je n'aurai plus l'occasion de parler en public de l'histoire et des généralités de cette science, je me permets d'ajouter encore quelques mots pour repousser les accusations que j'ai rencontrées dans cette partie de ma carrière scientique, souvent bien ingrate.

On a dit que, surtout dans la première période de mes recherches d'électro-physiologie, j'avais mis trop de précipitation à les publier, et par conséquent trop de facilité à admettre et à changer les explications; on m'a reproché ensuite de ne plus poursuivre dans mes expériences aucune vue spéculative, d'éviter tous les essais de généralisation, ne m'attachant qu'à accumuler et varier les expériences.

Je ne puis nier qu'il n'y ait du vrai dans ces deux accusations, et, comme de raison, j'ai dû subir les conséquences de ces fautes. Pourtant, avec un peu plus de bienveillance, on aurait pu supposer qu'effrayé de l'incertitude de mes premiers pas dans un champ aussi obscur et aussi difficile, mon plus grand soin devait être d'avancer avec prudence pour bien établir les faits principaux de l'électro-physiologie, sans trop me hâter d'en rechercher l'explication. Aucun savant ne voudrait se soumettre aujourd'hui au pénible travail de rechercher comment étaient faites les expériences d'électro-physiologie et quels étaient les résultats qu'on en avait déduits, avant 1838, pour comparer l'état de la science à cette époque à celui de la science actuelle : je puis affirmer cependant et sans hésitation que, si on faisait ce travail, on serait amené à juger moins sévèrement les fautes qu'on m'a attribuées.

Mais ce qui m'a paru encore plus injuste, c'est lorsqu'on m'a accusé d'avoir enlevé ou diminué, et quelquefois à mon profit, le mérite des découvertes faites par d'autres. M. du Bois-Reymond, avec une vivacité qui ne devrait jamais dénaturer les controverses scientifiques,

m'accuse d'abord de ne pas avoir assez apprécié l'importance de l'expérience de Nobili sur le courant propre de la grenouille.

Si l'ingénieux expérimentateur de Reggio eût cherché, comme pour tant d'autres découvertes de premier ordre que lui doit la physique, à développer son expérience; si, contrairement à tout ce qui a été démontré ensuite, il n'eût détruit, par l'imparfaite connaissance du fait, la valeur scientifique du fait lui-même, et n'eût conclu erronément que le nerf et le muscle étaient les deux éléments de cet électro-moteur et que le courant trouvé ne dépendait pas de la vie des tissus, mais d'une différence de température qu'ils acquéraient par leur inégale évaporation, on aurait dû reconnaître que Nobili était un des fondateurs de l'électro-physiologie.

Beaucoup plus graves et plus violentes ont été les accusations du même genre que M. du Bois-Reymond a lancées contre moi pour défendre le mérite et la priorité de ses découvertes; il a fait cela dans des circonstances si solennelles, qu'il n'y a pas un savant qui ignore ses accusations, et qui ne connaisse les raisons que j'ai fournies pour ma défense. En confrontant les époques de la publication de mes Mémoires (1) sur le courant de la grenouille, sur le courant musculaire et sur la contraction induite avec la date (2) du premier Mémoire d'électro-physiologie de M. du Bois-Reymond, personne ne peut mettre en doute quel est l'auteur de ces découvertes. Il y avait deux ans environ que mes premiers

(1) 1841 et 1842. — (2) 1843.

Mémoires avaient été publiés, j'avais déjà montré mes expériences à un grand nombre de savants français et allemands, et entre autres plusieurs fois au baron de Humboldt; je les avais répétées devant l'Association britannique réunie à York, et j'ignorais encore, et je dois croire que les savants que j'ai nommés se trouvaient dans le même cas, l'existence du Mémoire de M. du Bois-Reymond. Je conserve encore une lettre de M. Müller reçue à cette époque, dans laquelle l'illustre physiologiste de Berlin parlait de mes expériences avec beaucoup de bienveillance et m'avertissait qu'un ouvrage de M. du Bois-Reymond sur l'électricité animale était sous presse. Peu de temps après, un passage de la *Physiologie* de Müller me fit découvrir l'existence du Mémoire de M. du Bois-Reymond. Alors, comme cela m'est arrivé plusieurs fois ensuite, j'ai trouvé qu'il manquait dans ce Mémoire l'exposition détaillée des appareils et de la méthode suivie par l'auteur, ce qu'on n'aurait pas dû oublier, surtout à cette époque, dans un sujet aussi difficile; j'ai trouvé qu'un grand nombre de faits, et peut-être les principaux, ne sont pas clairement démontrés ou sont contredits par d'autres; enfin il m'a semblé que l'auteur se laissait aller dans la voie des généralisations et des hypothèses plutôt que dans celle de la déduction rigoureuse des faits. C'est sous l'influence de ces impressions que j'ai conclu, trop légèrement sans doute, que les expériences de M. du Bois-Reymond n'avaient pas ajouté grand'chose aux résultats auxquels j'étais arrivé moi-même.

La confiance dans mes méthodes, qui devait naturel-

lement augmenter tous les jours, et l'importance des résultats auxquels j'arrivais, me maintenaient dans cette erreur qui fut la cause du jugement inconsidéré et injuste que je publiai à cette époque sur le Mémoire de M. du Bois-Reymond.

Cette controverse et les publications postérieures de M. du Bois-Reymond m'ont fait depuis longtemps désirer l'occasion d'avouer mon erreur, et je suis heureux de pouvoir dire hautement que l'opportunité de mettre en évidence les services rendus à l'électro-physiologie par celui que je voudrais appeler pour la dernière fois mon adversaire, a été un des motifs qui m'ont engagé à publier ce Cours.

Cette édition française de mes leçons d'électro-physiologie, qui ont paru dans le *Nuovo Cimento* presque comme elles ont été prononcées, a été revue et corrigée avec tous les soins que j'ai pu y apporter, et certainement elle est beaucoup moins imparfaite que l'édition italienne. Je saisis cette occasion pour remercier un jeune médecin français, M. le docteur Aubin, de Marseille, de l'aide très-utile qu'il m'a prêtée pour cette traduction.

Pise, 20 septembre 1856.

COURS

D'ÉLECTRO-PHYSIOLOGIE.

PREMIÈRE LEÇON.

DE L'ACTION PHYSIOLOGIQUE DE L'ÉLECTRICITÉ.

L'action de l'électricité sur les animaux est peut-être, parmi toutes les parties de l'électro-physiologie, celle qui a servi d'argument au plus grand nombre de recherches ; mais, si on tient compte des difficultés inhérentes à toutes les expériences de physiologie et à l'obscurité dans laquelle nous sommes sur la nature des phénomènes que l'électricité réveille chez les animaux, nous ne serons pas surpris du peu de fruit retiré de tant de travaux et de l'incertitude qui règne encore sur les différents points du sujet que nous nous sommes proposé d'étudier.

Ce n'est pas l'exposition de tous ces travaux ni leur critique qui pourront être renfermées dans une leçon ; notre but a été de vous décrire avec un certain ordre, et sous forme de propositions, les faits les mieux établis et les plus généraux que nous possédons, et qui doivent être regardés comme les seuls principes reconnus de l'électro-physiologie.

Je me crois donc dispensé de vous parler des effets

de l'électricité sur les végétaux. Les expériences d'Ingenhouz et de Van Marum ont depuis longtemps montré les illusions dans lesquelles étaient tombés quelques physiciens du siècle passé, en attribuant à l'électricité statique une influence prodigieuse sur la germination et sur le développement des plantes. Après la découverte du courant électrique, de nouvelles recherches de ce genre furent tentées; mais le seul résultat auquel on arriva fut de prouver que le courant électrique produisait dans les feuilles ou dans le tronc d'une plante les mêmes effets chimiques et calorifiques qu'on aurait obtenus en agissant avec le courant sur un conducteur doué de la même conductibilité et de la même composition que ces parties végétales. L'action du courant électrique sur la germination, suffisamment connue aujourd'hui, n'est qu'indirecte et dépend aussi des effets chimiques du courant. On sait quels effets divers produisent sur la germination les faibles solutions acides ou alcalines, la présence de l'oxygène ou d'une trace de chlore. Il est naturel, par conséquent, que des semences éparpillées sur une bande de drap imbibée d'eau pure ou de diverses solutions salines et traversée par un courant électrique, germent tantôt plus vite en contact de l'électrode positif que du négatif, et *vice-versa*, suivant la nature des produits développés sur les électrodes. Certainement on ne peut considérer ces résultats comme des effets électro-physiologiques proprement dits, pas plus qu'on ne peut le faire du réchauffement et de la cuisson qu'éprouve une partie quelconque d'un animal vivant parcourue par un fort courant électrique, ou de la coagulation de l'albumine du sang en contact avec l'électrode positif, autour duquel les acides des sels dissous dans ce liquide se séparent sous l'influence du courant.

Les effets électro-physiologiques proprement dits, dont nous devons nous occuper, sont les sensations et surtout les contractions réveillées dans les muscles par la décharge ou par le courant électrique. Il n'y a pas d'animal vivant ou récemment tué qui, traversé par l'électricité, n'éprouve des effets de ce genre.

Un homme qui touche avec les deux mains les deux armatures d'une bouteille de Leyde éprouve la *commotion*, même lorsque la bouteille est petite et peu chargée ; c'est-à-dire qu'il sent dans les mains, dans les bras, et même dans la poitrine, et surtout dans les articulations, une douleur plus ou moins vive et une espèce de choc qui produit dans ses muscles des contractions involontaires. La même chose se passe au moment où l'on ferme avec les mains le circuit d'une pile ou de la spirale d'un appareil électro-magnétique mis en activité. Les effets augmentent si les mains sont imprégnées d'une solution acide ou saline, ou si l'épiderme a été enlevé ; ils sont très-violents lorsqu'on fait agir la décharge ou le courant électrique sur les muscles ou les nerfs d'un animal mis à découvert.

Évidemment, les effets électro-physiologiques dont nous devons étudier les particularités et les lois sont du même genre que ceux que la volonté, les excitants chimiques et mécaniques et la chaleur réveillent lorsqu'ils agissent sur les nerfs moteurs et sensitifs ou sur les muscles d'un animal quelconque vivant ou récemment tué.

Nous ne nous arrêterons pas ici à discuter sur un sujet qui a été longuement étudié par les physiologistes, savoir si les muscles ont ou n'ont pas la vertu propre de se contracter ; nous croyons être d'accord avec le plus grand nombre des physiologistes modernes, en admettant, conformément à toutes les analogies, que la fibre musculaire

est douée de la propriété de se contracter, et que la contraction d'un muscle ou l'effet de cette propriété se réveille, lorsque, avec le courant électrique ou avec les agents dont nous avons parlé, on *excite* un des nerfs qui se distribuent dans ce muscle. Une expérience très-simple nous prouvera que le courant électrique agit sur les nerfs comme les autres excitants lorsqu'il détermine la contraction d'un muscle. Supposons avoir une grenouille préparée à la manière ordinaire, ou, comme on dit, *à la Galvani* (*fig.* 1), c'est-à-dire écorchée et réduite à un morceau d'épine dorsale, aux nerfs lombaires et aux membres inférieurs. Prenons un couple voltaïque très-faible, par exemple, un arc formé d'un fil de zinc et d'un fil de platine entortillés ou soudés ensemble à l'une de leurs extrémités, et avec les extrémités libres de cet arc, touchons tantôt le nerf lombaire, tantôt la surface d'une cuisse ou d'un des gastrocnémiens. Dans le premier cas, la contraction de tout le membre est violente, tandis que, dans le second, à peine verra-t-on une faible contraction dans la portion du muscle comprise entre les extrémités de la pile. On peut obtenir des effets semblables en touchant avec l'arc voltaïque, tantôt la surface de ces muscles, tantôt un point de la cuisse et un point de la patte en même temps, de manière que l'articulation soit comprise dans le circuit. Dans le second cas, la contraction est beaucoup plus forte que dans le premier : nous avons déjà remarqué que la décharge d'une bouteille ou le courant de la pile qui traversent les bras d'un homme font éprouver surtout dans les articulations les effets de la commotion. Il est évident que l'électricité, en traversant une articulation, envahit une plus grande quantité de filaments nerveux, que lorsqu'elle traverse une masse musculaire dont la section et la conductibilité sont beaucoup plus grandes que celles des nerfs. Nous ne vou-

lons pas déduire des faits que nous avons rapportés que la fibre musculaire seule, entièrement privée de ses nerfs, n'est pas propre à se contracter par le courant électrique, et d'ailleurs l'expérience sur la fibre musculaire en cet état n'est pas possible.

On sait, en effet, que les nerfs moteurs des grenouilles, et peut-être ceux de tous les animaux tués avec certains poisons narcotiques, et spécialement avec le *curare*, ne possèdent plus aucun signe d'excitabilité, tandis que les muscles se contractent fortement sous l'influence du courant électrique.

Nous rappellerons encore que la conductibilité de la substance nerveuse est à peine le quart de celle du muscle, et que la section des nerfs est très-petite, comparativement à celle des muscles dans lesquels ils sont ramifiés, de sorte que la contraction d'une masse musculaire traversée par le courant, et à laquelle on a enlevé tous les troncs nerveux visibles, ne peut être attribuée uniquement à l'action de l'électricité sur les très-petits filaments nerveux qu'on n'a pu découvrir.

Il résulte des faits et considérations que nous avons rapportés que, tout en admettant que la fibre musculaire peut se contracter sous l'influence du courant électrique, il faut pourtant attribuer à l'action du courant sur les nerfs la plus grande partie des effets que l'électricité développe dans les animaux : lorsque nous voyons, sur une grenouille préparée depuis quelque temps, les muscles se contracter par le passage d'un courant électrique assez fort, tandis qu'on n'obtient plus qu'un très-faible effet si ce courant est dirigé sur les nerfs lombaires, c'est au desséchement de la substance nerveuse et à sa mauvaise conductibilité qu'on doit rapporter ce résultat, comme il est facile de s'en assurer à l'aide du galvanomètre.

Puisque la contraction musculaire est l'effet électro-

physiologique que nous devrons étudier principalement, je vous décrirai d'abord un appareil avec lequel on peut mesurer cet effet avec une certaine exactitude. Lorsqu'on commence l'étude de l'électro-physiologie, on peut se borner à noter qu'une contraction est plus ou moins forte, en jugeant de cette force avec l'œil seulement; mais en voulant essayer d'établir les lois de ces phénomènes, il est nécessaire d'employer un instrument pour pouvoir les mesurer et les comparer avec plus de précision.

L'appareil le plus simple pour ces recherches consiste (*fig.* 2) en une pince *n* ou en un crochet de métal fixé solidement à un bras horizontal *b* qui glisse à angle droit le long d'une tige verticale *cd* et se fixe avec une vis de pression à diverses hauteurs. Sur le même plan où est établie la tige verticale et sous la petite pince ou sous le crochet, est disposée une poulie *e* légère et très-mobile, sur la périphérie de laquelle sont tracées deux rainures. On enroule un fil de soie autour de chacune de ces rainures; à un de ces fils on suspend un poids d'environ $\frac{1}{2}$ gramme et l'autre fil porte à l'extrémité un petit crochet de platine. On comprend, par cette description, comment un des gastrocnémiens ou une patte de grenouille puisse être placée et maintenue entre la petite pince ou le crochet supérieur et le crochet de platine uni au fil de soie. En voulant faire passer un courant électrique dans le muscle, on entoure le crochet de platine avec un fil très-fin du même métal, plié horizontalement de manière que son extrémité puisse plonger dans un petit godet plein de mercure. On touche avec les pôles d'une pile le mercure et la petite pince ou le crochet supérieur, le muscle est alors traversé par le courant, et on le voit se contracter, se raccourcir et soulever pendant un moment le poids en faisant tourner la poulie dans un certain sens.

Pour terminer la description de cet appareil, nous ajouterons que dans l'axe de la poulie on a fixé un index *i* qui tourne sur un cadran. Le mouvement imprimé à cet index par la contraction étant très-rapide, M. Bréguet imagina d'ajouter sur l'axe même de la poulie une aiguille d'ivoire bien équilibrée et maintenue en place par un très-léger frottement. Si, avant de commencer l'expérience, l'index d'ivoire est placé en contact avec l'index métallique fixé à l'axe de la poulie, au moment de la contraction l'index d'ivoire sera poussé par l'index métallique et s'arrêtera dans le point où il a été poussé.

Pour rendre plus grand et plus distinct le mouvement produit par la contraction du muscle, sans recourir à la poulie que nous venons de décrire, on peut fixer à l'extrémité inférieure du muscle, au moyen d'un crochet métallique, un petit cylindre de cuivre, qui est terminé inférieurement par une pointe d'acier qui plonge dans le mercure et sert à établir le circuit. Une poulie légère en bois, ayant une gorge dans le bord, est fixée par son centre au cylindre métallique ; près de cette poulie, on dispose un levier fait avec un fil de métal ou de verre très-fin et dont les bras sont très-inégaux. L'extrémité du bras le plus court entre dans la gorge de la poulie et le bras le plus long tourne sur un cadran. De cette manière, le raccourcissement du muscle pendant la contraction, et par conséquent le soulèvement du cylindre suspendu à son extrémité, est notablement augmenté par le mouvement du bras le plus long qui sert d'index ; si on observe cet index avec une lunette, on peut déterminer avec exactitude le point où il arrive. On peut encore supprimer toute espèce de mécanisme et suspendre au muscle un cylindre métallique sur lequel on a tracé une échelle divisée, qu'on observe directement avec une lunette munie de son micro-

mètre. Si on emploie un grossissement assez fort, on peut arriver à obtenir des mesures directes et exactes du raccourcissement du muscle pendant la contraction, sans craindre les erreurs que les frottements, inévitables dans les appareils que nous avons décrits, introduisent dans la détermination des effets absolus.

Il est presque inutile d'ajouter que, voulant obtenir la mesure absolue d'une contraction musculaire, il faudrait se servir d'un muscle dont les fibres fussent autant que possible parallèles à l'axe du muscle lui-même.

Passons maintenant à l'exposition de ces faits d'électro-physiologie que nous considérons comme les plus généraux, et qui, comme nous l'avons dit dès le commencement, peuvent être regardés comme les seuls principes de cette science.

Ire Proposition. — *Le courant électrique agit sur les fibres motrices des nerfs mixtes, pour mettre en contraction les muscles dans lesquels ces nerfs se distribuent, seulement au commencement et à la fin de son passage.*

On peut démontrer cette proposition par les expériences les plus simples et les plus sûres de toute l'électro-physiologie.

Quel que soit l'animal dont les nerfs ou les muscles sont soumis au passage du courant, et quelle que soit l'intensité du courant, les contractions ne se réveillent jamais qu'au moment où le courant commence et lorsqu'il finit; tant que le circuit reste fermé, les muscles se relâchent comme dans l'état de repos. Il n'est pas nécessaire, comme Marianini l'a démontré le premier, pour obtenir la contraction au moment où le circuit est interrompu, que la contraction ait eu lieu au commencement. On le prouve en établissant

le circuit dans lequel la grenouille préparée est comprise, au moyen d'une bande de papier ou de flanelle, ou avec les doigts qui plongent dans le liquide d'une des capsules dans laquelle se trouve aussi une des extrémités de la grenouille; à mesure que le liquide imbibe ces mauvais conducteurs, le courant s'établit peu à peu, de sorte qu'au commencement l'effet électro-physiologique ne diffère pas de celui qu'on aurait avec un courant continu qui augmenterait graduellement d'intensité. Mais si après un certain temps on ouvre le circuit, la contraction se produit. La même chose arrive, quel que soit le moyen par lequel le courant cesse de passer par les nerfs ; on comprend facilement que, sans interrompre le circuit, on peut dériver la plus grande partie du courant de la grenouille en réunissant les deux capsules au moyen d'un arc métallique (*fig.* 3), ou bien en touchant les nerfs avec du papier imbibé d'un liquide conducteur. Dans ces divers cas on a également la contraction, comme si on ouvrait le circuit de la pile.

Cette manière d'agir du courant électrique sur les nerfs moteurs, au commencement et à la fin de son passage, diffère de celle des autres agents stimulants, et n'a aucune analogie avec la plus grande partie des effets physiques et chimiques de l'électricité dynamique.

Marianini, toutefois, remarqua que ce phénomène électro-physiologique avait quelques rapports avec l'induction électro-dynamique de Faraday. Nobili, qui essaya de composer une théorie des phénomènes électro-physiologiques, admit comme point de départ, que le courant électrique n'excitait le nerf qu'au moment où il faisait changer brusquement son état. Pour me représenter l'action physiologique du courant d'une manière qui me paraissait plus conforme aux faits, j'ai admis que l'excitation du nerf, à la fermeture et à l'ouverture du circuit électrique, dé-

pendait de la variation brusque d'état électrique qui a lieu dans ces deux instants et qui est prouvée, quand on se sert d'une pile assez forte, par l'étincelle qui accompagne la fermeture et l'ouverture du circuit.

M. du Bois-Reymond a essayé de représenter cette loi de l'irritation électrique des nerfs par une formule identique à celle de la théorie mathématique de l'induction, dans laquelle on admet que la force électro-motrice induite est proportionnelle à la dérivée de l'équation de la courbe de l'intensité du courant inducteur. Nous ne nous arrêterons pas à montrer que cette tentative de M. du Bois-Reymond nous semble bien prématurée, et que, dans l'état actuel de la science, il est peut-être dangereux de vouloir représenter sous une forme plus exacte les généralisations vagues que nous avons exposées précédemment. En effet, nous verrons que la manière d'agir du courant électrique sur les nerfs moteurs n'est pas la même que sur les nerfs des sens et du système ganglionnaire : ce qui suffit pour conseiller beaucoup de réserve lorsqu'on essaye de fonder une théorie électro-physiologique. On peut bien dire que l'irritation électrique d'un nerf moteur ne dépend pas de l'intensité absolue du courant pour l'unité de section de ce nerf, mais des variations de cette intensité, et que la grandeur de l'irritation est une fonction de la loi qui représente géométriquement ces variations ; mais par ce langage on ne fait qu'exprimer, avec une rigueur apparente et peut-être arbitraire, une proposition qui a été émise plus simplement par les autres physiciens, et qui ne peut être rendue plus exacte tant qu'on ignorera entièrement, comme dans notre cas, la forme de cette fonction et, par conséquent, la loi qu'elle représente. D'accord avec les déductions théoriques de cette première proposition, il en résulte que des décharges

de la bouteille, tellement petites qu'elles ne se manifestent par aucun des effets électriques ordinaires, sont néanmoins capables d'éveiller des contractions musculaires aussi fortes que celles qui sont dues au courant d'une pile très-puissante. Volta avait trouvé déjà qu'une décharge de bouteille, trop petite pour être mesurée par son électromètre à pailles, faisait cependant contracter la grenouille. Pour vous montrer cet effet de la décharge de la bouteille, je prends l'*excitateur universel*, et je place une grenouille préparée (*fig.* 1) à califourchon sur les deux tiges métalliques. En même temps je charge une bouteille de Leyde très-petite, que je décharge trois ou quatre fois de suite avec un arc métallique. Naturellement les dernières décharges ne sont plus accompagnées d'aucune étincelle visible, et en touchant alors avec l'armature interne de la bouteille un électroscope très-sensible, on n'a aucun signe d'électricité. Et cependant, avec la bouteille en cet état, on peut encore obtenir plusieurs fois de suite les contractions de la grenouille; ce qu'on s'explique en disant qu'il suffit que les variations de l'état électrique soient très-rapides, puisque l'irritation est proportionnelle à ces variations. Nous apprenons ainsi que la *grenouille galvanoscopique* est, pour les décharges électriques comme pour les courants qui subissent des variations rapides d'intensité, un instrument beaucoup plus sensible que le galvanomètre, qui exige que le courant continue à agir pendant un certain temps pour vaincre l'inertie de l'aiguille.

Nous citerons encore un autre fait important, et qui vient à l'appui des idées que nous avons exposées. Supposons avoir dans le circuit d'une pile formée d'un couple de Daniell, ou d'un élément voltaïque encore plus faible (zinc et platine dans l'eau salée), une grenouille préparée et fixée dans l'appareil que nous avons

décrit (*fig.* 2) pour mesurer l'effet de la contraction et en même temps un galvanomètre ordinaire. Il existe dans ce circuit une interruption pratiquée entre deux lames ou ressorts de laiton : en touchant les deux ressorts à la fois avec un corps conducteur, le circuit se ferme, la grenouille se contracte, et si l'on tient le circuit fermé pendant un certain temps, même très-court, l'aiguille du galvanomètre déviera aussi. Maintenant nous allons modifier cette expérience pour tenter de mesurer le temps le plus court possible pendant lequel le circuit doit rester fermé pour obtenir la contraction que j'appellerai normale, ou celle qu'on aurait de la même grenouille avec un courant continu. On fixe sur le bord d'une grande roue, dont la circonférence est de 3 mètres environ, une bande métallique d'un millimètre de largeur. Quand la grande roue a acquis une vitesse uniforme de trois à quatre tours par seconde, j'approche du bord les deux ressorts, de manière qu'ils touchent tous les deux la bande métallique en même temps. Pendant la durée de ce contact qui, quoique très-courte, peut être mesurée rigoureusement, on obtient de la grenouille la contraction normale, mais l'aiguille du galvanomètre reste immobile. Dans une de ces expériences, sur laquelle nous reviendrons encore, on a trouvé que la durée de ce passage, suffisante pour faire contracter la grenouille, a été d'environ $\frac{1}{10000}$ de seconde, et que dans ce temps la quantité d'électricité développée était représentée par 7 billionièmes d'un milligramme de zinc oxydé dans la pile. Ce résultat, qui prouve qu'un intervalle encore plus court de temps et une quantité d'électricité encore plus petite suffisent pour produire l'irritation électrique des nerfs, n'a plus rien de surprenant d'après celui que nous avons obtenu avec les décharges de la petite bouteille.

Voyons maintenant ce qui se passe quand on introduit dans le circuit que nous avons décrit une colonne cylindrique d'eau de la longueur de 1 mètre et de 3 millimètres de diamètre. Fermons le circuit et laissons-le fermé : cette fois l'aiguille du galvanomètre dévie, quoique beaucoup moins que sans la colonne d'eau. La contraction de la grenouille est diminuée, et manque quelquefois si l'animal est affaibli. En substituant à la pile d'un seul couple une pile de trente éléments de Faraday, on obtient la contraction malgré la colonne d'eau; mais elle est toujours plus faible que la contraction normale. D'après ce que nous avons appris, ce n'est pas parce que la quantité d'électricité est trop petite que la contraction manque ou est plus faible, car elle est certainement beaucoup plus grande que celle des petites décharges invisibles de la bouteille, mais c'est parce que la couche d'eau ralentit le passage de l'électricité et diminue ou détruit la variation brusque qui accompagne la fermeture du circuit. En un mot, la colonne liquide agit ici de la même manière que la couche d'eau à travers laquelle on fait passer la décharge de la bouteille lorsqu'on veut obtenir la déviation de l'aiguille du galvanomètre; la décharge est ainsi ralentie et transformée en un courant continu qui dure assez pour pouvoir vaincre l'inertie de l'aiguille, mais qui a perdu la qualité essentielle pour l'irritation du nerf.

On peut donc déduire des expériences décrites et de l'ensemble des faits et des considérations que nous avons émises relativement à cette proposition, qu'une quantité très-petite d'électricité peut déterminer l'excitation du nerf et par suite la contraction, pourvu que la variation de l'état électrique produite dans le nerf et dont nous ignorons la nature et la loi, s'accomplisse en un temps très-court; tandis qu'une quantité plus grande d'électri-

cité n'est pas capable de produire cet effet, si la variation est moins instantanée, si la décharge se fait lentement.

Nous ne laisserons pas tout à fait ce sujet sans rappeler les recherches qui ont été tentées pour déterminer la durée des différentes phases de la contraction musculaire et la vitesse de transmission de l'excitation nerveuse. L'expérience que nous avons rapportée prouve seulement que le temps nécessaire pour l'excitation d'un nerf est très-court et inférieur à une limite donnée.

Dans les premières recherches de ce genre, on employa le dynamomètre que nous avons décrit (*fig.* 2), dans lequel le circuit s'interrompt pendant la contraction, parce que la pointe métallique inférieure qui plonge à peine dans le mercure est soulevée par le muscle pendant qu'il se contracte. La contraction terminée, le muscle reprend sa longueur primitive et la pointe retourne à plonger dans le mercure, et ainsi le circuit se rétablit, et alors une nouvelle contraction a lieu.

Si on a dans le circuit une des machines électro-magnétiques que Wheatstone et Bréguet ont imaginées pour mesurer la vitesse des projectiles, c'est-à-dire un électro-aimant dont l'ancre, au moment de l'attraction, frappe contre le bouton d'un chronomètre qui pointe, nous pourrons lire sur le cadran lés intervalles de temps qui s'écoulent entre les commencements de deux contractions successives.

Cet intervalle se compose : du temps nécessaire pour l'excitation électrique du nerf, que nous avons vu être moindre de $\frac{1}{10000}$ de seconde, du temps de la propagation de cette excitation le long du nerf, de celui pendant lequel a lieu la contraction, et enfin du temps qu'emploie le muscle pour retourner à l'état primitif. J'ai trouvé (1)

(1) *Phil. trans.*, p. 246; 1847.

que pendant les premiers moments qui suivent la mort, la somme de ces temps était de $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{3}$ de seconde et que ce temps augmentait à mesure que le nerf et le muscle perdaient leurs propriétés vitales. M. Helmholtz, dans une série de recherches électro-physiologiques très-importantes dont nous parlerons bientôt, a trouvé que la durée du phénomène entier de la contraction d'un gastrocnémien variait entre $\frac{1}{10}$ et $\frac{1}{5}$ de seconde. Il était important de se faire une idée assez exacte de la durée des deux temps principaux dont le phénomène se compose, c'est-à-dire de la durée de la contraction proprement dite et de celle du retour du muscle à l'état de repos. A cet effet, j'ai eu recours (1) au disque de verre noirci dont Watt se servit le premier pour mesurer la vitesse des pistons d'une machine à vapeur. Ce disque noirci mis en rotation est le même dont on se sert en acoustique pour obtenir une représentation graphique du mouvement vibratoire d'un corps sonore. Je fixe une aiguille d'acier dans un petit cylindre métallique suspendu à un gastrocnémien, normalement à l'axe de ce cylindre, et pendant que le muscle se contracte, j'approche de la pointe de l'aiguille le disque noirci qui a un mouvement lent et uniforme de rotation. On peut faire aussi cette expérience en substituant à la pointe métallique un petit pinceau très-fin trempé dans l'encre et en se servant d'un disque de papier au lieu d'un disque de verre. Quand l'expérience réussit bien, la contraction du muscle dessine sur le disque tournant une courbe dont la forme, comme cela se conçoit facilement, donne la solution du problème que nous nous étions proposé. En effet, les abscisses de cette courbe représentent les temps, qui sont ainsi déterminés

(1) *Phil. trans.*, p. 246; 1847.

dès qu'on sait la durée d'une révolution du disque, et les ordonnées représentent les hauteurs auxquelles la pointe se trouve successivement portée pendant la contraction.

Un résultat qui ne laisse aucune incertitude et qui se déduit de ces expériences, c'est que la durée de la phase du développement de la contraction est beaucoup plus courte que celle de la phase du retour du muscle à son état naturel. M. Helmholtz a trouvé de plus que la courbe est dentelée, ce qui signifie que le phénomène ne se produit pas d'une manière uniforme, mais qu'il présente au contraire une succession d'accélérations et de retards alternatifs. Le même auteur est arrivé aussi par une méthode ingénieuse à découvrir que l'énergie du muscle ne se développe complétement qu'un certain temps après l'excitation du nerf. Pour mesurer ce temps, M. Helmholtz se sert de deux circuits électriques distincts, un desquels est destiné pour le courant d'induction qui excite le nerf et qu'on ferme avec la main, et un second qui se ferme en même temps et dans lequel entre une pointe métallique suspendue au muscle et qui touche un plan de platine. Evidemment, dans l'instant même que le muscle commence à se contracter d'une manière sensible, le second circuit s'interrompt, et si on y a introduit un galvanomètre gradué avec la méthode de M. Pouillet, pour mesurer les intervalles très-courts de temps, on arrivera à connaître le temps pendant lequel ce circuit est resté fermé, temps qui équivaut à l'intervalle qui existe entre l'excitation du nerf et le moment où le muscle entre en contraction.

Les résultats les plus importants auxquels M. Helmholtz est arrivé sont les suivants : 1° l'énergie du muscle ne se développe pas instantanément, et il existe entre l'excitation du nerf et le commencement de la contraction du

muscle un certain intervalle de temps que l'on peut mesurer ; 2° le temps est d'autant plus long que le poids attaché au muscle, et que le muscle doit soulever, est plus grand ; le temps le plus court a été de 0,0093 de seconde, et le plus long, avec le muscle chargé de 300 grammes, a été de 0,0342. Ce résultat est d'autant plus curieux, qu'on sait que la quantité de travail mécanique d'une contraction croît, du moins dans certaines limites, en proportion du poids attaché au muscle ; ce qui produit, comme cela doit arriver nécessairement, une perte plus grande de la puissance musculaire. On comprend aujourd'hui, après la découverte de l'action chimique qui a lieu dans le muscle pendant la contraction, que le temps qui s'écoule entre l'excitation et le commencement de la contraction, plus grand à mesure qu'on a un poids plus grand à soulever, sert à augmenter cette action chimique et par suite la puissance mécanique qu'elle développe. Un autre fait, découvert également par M. Helmholtz, est plus important encore ; il a prouvé que le temps qui s'écoule entre l'excitation du nerf et le commencement de la contraction varie, suivant que le point du nerf excité est plus ou moins éloigné du muscle, bien que la hauteur à laquelle le poids est soulevé pendant la contraction reste la même. Cette différence de temps mesure la vitesse de propagation de l'excitation nerveuse, qui a été trouvée sur le nerf sciatique de la grenouille d'environ 30 mètres par seconde.

Nous n'avons pas besoin de dire que ce résultat, qui devrait être vérifié par des expériences nouvelles et variées sur d'autres nerfs et sur d'autres animaux, doit recevoir de nouveaux et grands développements et de nombreuses applications à la physiologie ; je me borne à citer l'influence qu'exerce, selon M. Helmholtz, le refroidisse-

ment du nerf pour diminuer cette vitesse qui, pour un nerf refroidi à la température de zéro, n'est plus que $\frac{1}{10}$ de la vitesse trouvée à la température ordinaire.

On voit par ces résultats que la vitesse de propagation de l'excitation nerveuse donnée par l'expérience est beaucoup plus petite que celle qu'on croyait généralement et qu'on déduisait en considérant l'intervalle de temps, insensible pour nous, qui s'écoule entre une impression extérieure et le mouvement musculaire de réaction. Si on pense combien la portion de nerf parcourue et mise en excitation dans cette expérience est courte et que d'incertitude il y a à juger avec l'esprit et sans aucune aide mécanique un si court intervalle de temps, on comprendra qu'on n'était pas autorisé à déduire du fait que nous avons cité, que la vitesse de propagation de l'excitation nerveuse était très-grande et comparable à celle de la lumière et de l'électricité.

IIe Proposition. — *Lorsqu'on fait contracter un gastrocnémien d'une grenouille en irritant ce muscle ou le nerf qui s'y distribue, au moyen d'un courant très-faible et réduit à une certaine limite d'intensité, on trouve, en faisant passer le courant par un autre gastrocnémien ou par un autre nerf semblable placé à côté du premier, sans que l'intensité du courant principal augmente, que la contraction obtenue dans le premier muscle, qui est mesurée par la hauteur à laquelle ce muscle soulève un poids donné, est la moitié de celle que l'on obtient dans le premier cas.*

Cette proposition, que j'avais annoncée en 1847 (1), est tellement importante et s'appuie d'ailleurs sur des expériences si difficiles par leur nature, que j'ai cru de mon

(1) *Phil. trans.*, p. 247. part. 2; 1847.

devoir de les répéter avec le plus grand soin. Je vous exposerai avec quelque détail comment je procède pour vérifier cette proposition. Le circuit dans lequel est compris le gastrocnémien d'une grenouille fixée au dynamomètre (*fig.* 2), se compose d'un galvanomètre, d'une colonne cylindrique d'eau de puits de 1 mètre de longueur et de 3 millimètres de diamètre et de deux verres (*fig.* 4) pleins d'une solution saturée et neutre de sulfate de zinc, qu'on fait communiquer entre eux au moyen de deux bandes de flanelle très-épaisse, imbibées de ce liquide; dans chacun de ces verres on fait plonger une lame de zinc bien amalgamé. Dans une première expérience, il n'y a ni le muscle ni le dynamomètre en circuit, et la longueur de la colonne liquide est réduite à zéro ; le galvanomètre que j'emploie est à fil gros et court, et formé d'un petit nombre de tours ; la pile dont je me sers est celle de trente éléments de Faraday plongée dans de l'eau légèrement acidulée. Je prépare quatre mèches de coton, chacune de 24 millimètres de longueur et d'environ 3 millimètres d'épaisseur, bien imbibées de la solution de sulfate de zinc. L'expérience étant ainsi préparée, je sépare les deux verres l'un de l'autre et je ferme le circuit, d'abord avec une seule mèche, ensuite avec deux, puis avec trois et enfin avec quatre mèches à côté l'une de l'autre. Sans rapporter ici les déviations que j'ai notées et qui étaient les déviations d'impulsion et les fixes, je me borne à dire que la déviation plus grande, obtenue avec les quatre mèches, n'a pas dépassé 17 degrés, et que les quatre autres déviations furent très-approximativement proportionnelles au nombre des mèches. En substituant aux quatre mèches quatre gastrocnémiens à peu près de la même grandeur et répétant les expériences précédentes, les résultats furent les mêmes.

J'introduis alors dans le circuit la colonne d'eau de 1 mètre de longueur et un galvanomètre à fil long, et je répète les mêmes expériences. Cette fois la déviation qu'on obtient est la même, quel que soit le nombre des mèches ou des gastrocnémiens placés dans le circuit. Il suffit de se rappeler les principes de la théorie de la pile de Ohm et de M. Pouillet, pour reconnaître que ces résultats sont parfaitement conformes à cette théorie. En effet, lorsqu'on a introduit dans le circuit une grande résistance comme celle de la colonne d'eau, il est clair que le courant principal ne peut pas varier sensiblement suivant le nombre des mèches, qui opposent une résistance beaucoup plus petite relativement à la première. Au contraire, quand la résistance *réduite* du circuit est très-petite, par rapport à la résistance d'une seule mèche ou d'un gastrocnémien seul, on conçoit que le courant doit croître proportionnellement au nombre des mèches ou des muscles. Dans le premier cas donc, l'intensité du courant dans une des mèches ou des gastrocnémiens, lorsqu'il y en a deux dans le circuit, sera la moitié de l'intensité du courant qui parcourt une mèche ou un muscle, lorsqu'il est seul dans le circuit; dans l'autre cas, au contraire, l'intensité du courant reste la même dans chacune des mèches ou des gastrocnémiens, soit que l'on introduise dans le circuit un seul, deux, trois ou quatre de ces muscles à la fois.

Passons maintenant aux expériences faites avec le muscle placé dans le dynamomètre pour mesurer la contraction. Nous commencerons sans la colonne d'eau, en ayant dans le circuit un galvanomètre à fil court. On peut ajouter au muscle suspendu dans le dynamomètre et dont on doit mesurer la contraction, un autre muscle qui plonge de la même manière dans la cuvette de mercure, où est plongé le fil de platine attaché au premier muscle. Il n'est

pas plus difficile de disposer ainsi trois ou quatre gastrocnémiens. Voici le résultat auquel je suis arrivé : avec un seul muscle, qui est celui qui doit soulever le poids du dynamomètre, comme avec deux, trois ou quatre, la contraction du premier muscle produit approximativement la même élévation du poids dans tous les cas, et en même temps les déviations au galvanomètre, comme on l'a déjà vu, croissent proportionnellement au nombre des muscles. J'ai répété ensuite l'expérience en substituant un galvanomètre à long fil et en introduisant la colonne d'eau dans le circuit. Nous avons déjà dit que l'introduction de cette colonne d'eau diminue la contraction. Dans l'une des nombreuses expériences que j'ai faites, j'avais d'abord une contraction mesurée par 12 degrés du dynamomètre, qui descendait à 8 ou 9 degrés, lorsque la colonne d'eau a été insérée dans le circuit. Je ne m'arrêterai pas ici à vous rapporter les nombres que j'ai trouvés dans toutes mes expériences; je me borne à affirmer que, quand l'expérience est bien faite, c'est-à-dire quand la déviation de l'aiguille du galvanomètre est exactement la même avec un seul comme avec deux muscles, *la hauteur à laquelle est soulevé le poids attaché au premier muscle est approximativement double avec un seul muscle, de la hauteur à laquelle s'élève le même poids, quand il y a deux gastrocnémiens réunis dans le circuit.*

J'ajouterai quelques mots sur des précautions utiles pour que ces expériences réussissent facilement et avec l'exactitude qu'on peut espérer dans ce genre de recherches. Les deux gastrocnémiens doivent être pris sur la même grenouille, et le poids attaché au muscle ne doit pas surpasser deux ou trois cents milligrammes. On doit essuyer les muscles avec du papier à filtrer avant de les soumettre à l'expérience. En voulant faire l'expérience avec une demi-

grenouille, c'est-à-dire avec un nerf lombaire et tout le membre inférieur, on doit d'abord couper en travers, et sans toucher aux nerfs, les muscles de la cuisse près de leurs extrémités tendineuses, pour empêcher autant que possible les contractions de ces muscles, et faire agir le seul gastrocnémien. L'expérience réussit aussi bien avec la demi-grenouille qu'avec le gastrocnémien, pourvu qu'on la répète alternativement plusieurs fois, tantôt avec un muscle, tantôt avec deux, et qu'on ne tienne pas compte des deux ou trois premières contractions, qui se font d'ordinaire avec beaucoup d'irrégularité.

IIIe Proposition. — *L'irritation qu'éprouve un nerf mixte par le passage d'un courant normalement à sa longueur est beaucoup plus faible que celle que le même nerf éprouve lorsqu'il est parcouru par ce courant suivant sa longueur.*

Ce fait, que Galvani a entrevu le premier, se démontrerait difficilement si on se bornait à appliquer les deux pôles de la pile sur une même étendue de nerf, tantôt en travers, tantôt dans le sens de sa longueur. Voici comment je suis arrivé à disposer plus convenablement cette expérience. Prenons une patte ou le membre inférieur entier d'une demi-grenouille récemment tuée, auquel soit adhérent le nerf lombaire, et, au moyen d'un petit poids attaché à son extrémité, faisons plonger ce nerf verticalement dans de l'eau, tandis que la patte repose sur un plan isolant. On doit alors faire passer un courant électrique dans l'eau, en se servant de deux fils de cuivre couverts d'une couche isolante, excepté à leurs extrémités, qui doivent être tenues dans le même plan qui passe par le milieu du nerf. Nous verrons la contraction musculaire être tantôt forte et tantôt très-faible ou nulle, suivant que le courant se propage dans l'eau, de manière à parcourir

le nerf ou dans le sens de sa longueur, ou transversalement. On obtient le même résultat en étendant les nerfs de deux grenouilles galvanoscopiques sur une goutte d'eau ou sur un disque de papier imbibé de ce liquide, de manière qu'ils se croisent normalement ou presque normalement sur la couche humide. Si on touche la goutte d'eau avec les deux extrémités d'un couple voltaïque, on verra l'une ou l'autre patte se contracter, suivant la direction des filets du courant dans les deux nerfs, bien que l'étendue du nerf irrité soit la même pour les deux grenouilles.

Pour exclure toute critique qu'on pourrait faire à ces expériences, je prépare (*fig.* 5) un couple de Volta avec deux lames carrées, une de zinc, l'autre de cuivre, fixées sur un plan de bois à la distance de douze ou quinze millimètres l'une de l'autre, et j'étends sur ces lames un morceau de toile ou une feuille de papier imbibée d'eau. Le filet nerveux d'une demi-grenouille soutenue avec un support isolant est étendu sur la couche humide entre les lames, tantôt normalement, tantôt parallèlement au courant électrique. Pour faire agir le couple, je touche les deux lames avec un fil de cuivre. On verra constamment les contractions manquer ou être très-faibles dans la première position, tandis qu'elles sont fortes et persistantes dans la seconde. D'ailleurs il est certain que la même longueur de nerf est parcourue par le courant dans les deux cas, et que la différence est seulement dans le sens dans lequel les filets électriques parcourent le nerf.

IVe Proposition. — *La contraction éveillée par un courant, au commencement de son passage dans un nerf mixte, comme le lombaire ou le crural d'une grenouille ou d'un autre animal quelconque vivant ou récemment tué, est plus*

grande si le courant est DIRECT, *ou dans le sens de la ramification du nerf, que quand il est* INVERSE, *c'est-à-dire lorsqu'il parcourt le nerf en sens opposé à sa ramification. Le contraire a lieu pour les sensations ou pour les effets douloureux, qui sont très-grands pour le courant* INVERSE *et beaucoup plus faibles sous l'action du courant* DIRECT.

C'est Volta qui le premier a prouvé cette proposition par une expérience faite avec la décharge de la bouteille. On prend une grenouille (*fig.* 1) préparée à la manière de Galvani, on lui coupe les os pelviens et le bassin, afin d'avoir les deux membres séparés et réunis seulement par les nerfs lombaires adhérents à un morceau d'épine dorsale. La grenouille ainsi préparée est étendue entre les deux branches de l'excitateur universel, de manière que chacune de ces branches touche une patte. Il résulte de cette disposition que, si une décharge électrique traverse la grenouille, il y aura un des nerfs parcouru par la décharge directe et l'autre nerf par l'inverse. Il faut employer dans cette expérience une bouteille de Leyde très-petite et déchargée une ou deux fois avant avec un arc métallique. En faisant alors passer les petites décharges qui restent à travers la grenouille, on ne tardera pas à voir la contraction dans la seule patte qui est parcourue par la décharge directe, tandis que l'autre patte reste immobile.

Si on répète cette expérience avec un courant très-faible, tel que celui d'un couple formé d'un fil de zinc et d'un fil de platine, tant que le nerf a toute son excitabilité on obtient la contraction dans les deux membres au moment où l'on ferme le circuit; mais si on opère également sur la grenouille tuée depuis quelque temps, la contraction n'aura plus lieu que dans le membre parcouru par le courant direct ou sera beaucoup plus forte que pour

l'autre membre. Pour vérifier cette proposition avec le courant, il faut recourir au dynamomètre (*fig.* 2) et opérer sur des grenouilles semblables et très-vivaces qu'on a coupées à moitié, et mesurer la contraction excitée en faisant passer le même courant, direct dans un des nerfs lombaires et inverse dans l'autre nerf.

Sans décrire ici les nombreuses expériences (1) que j'ai faites pour démontrer rigoureusement cette proposition, il me suffira d'affirmer que, dans tous les cas, j'ai trouvé la contraction due à l'introduction du courant direct beaucoup plus grande que celle obtenue par l'introduction du courant inverse.

Il n'est pas difficile de vérifier la partie de cette proposition qui exprime la différence entre les effets douloureux éveillés par l'introduction du courant, suivant qu'il est direct ou inverse. C'est aux recherches de Ritter, Lehot, Bellingeri et de Marianini surtout, qu'on doit ce résultat, qui a été obtenu en opérant sur des grenouilles vivantes dont le nerf crural était mis à découvert : mais c'est sur le lapin et sur le chien que ces expériences réussissent plus sûrement. Je lie un de ces animaux sur une table, je découvre sur chacune des cuisses une certaine étendue du nerf sciatique, j'essuie le sang et je place une bande très-mince de gutta-percha sous le nerf, pour l'isoler des muscles : un de ces nerfs est destiné à éprouver l'action du courant direct et l'autre celle du courant inverse. On se sert pour cette expérience d'une pile de trente éléments de Faraday, plongés dans une solution saline ou légèrement acidulée. Lorsqu'on ferme le circuit du courant direct tous les muscles de la cuisse et de la patte se contractent fortement, et l'animal éprouve aussi quelque

(1) *Phil. trans.*, part II, p. 495 ; 1846.

mouvement convulsif dans le dos et dans la tête, et quelquefois il crie. Il est important pour faire ces expériences, de ne toucher avec les électrodes qu'une portion de nerf bien isolée des muscles, et surtout de tenir les électrodes immobiles, afin que pendant les mouvements de l'animal le circuit ne s'ouvre et ne se ferme successivement. Maintenant fermons le circuit du courant inverse sur le nerf de l'autre cuisse; dans ce cas les contractions musculaires de la cuisse et de la patte sont faibles, mais les cris de l'animal et les mouvements convulsifs du dos et de la tête sont très-forts. Nous observerons que les contractions des muscles du dos, c'est-à-dire d'une partie qui se trouve au-dessus du nerf irrité, représentent un cas de ces actions que les physiologistes appellent *réflexes* et qui exigent l'intégrité de l'union du nerf irrité avec la moelle épinière, pour que cette irritation puisse arriver jusqu'à la moelle et retourner de celle-ci aux nerfs moteurs par un mouvement centrifuge. En effet, les contorsions du dos et de la tête cessent si on répète l'expérience après qu'on a coupé la moelle épinière.

Nous rappellerons encore un autre fait qui se relie à cette proposition. Marianini a observé que, lorsqu'un homme ferme le circuit d'une pile assez forte avec les deux bras, il éprouve dans ce moment une contraction beaucoup plus forte dans le bras d'où sort le courant que dans l'autre qui touche le pôle positif.

Nous avons déjà dit qu'une expérience semblable à celle de Marianini peut se faire sur la grenouille préparée de la manière que nous avons décrite (*fig.* 1), c'est-à-dire réduite aux deux membres réunis par le nerf lombaire : nous ajouterons que le résultat est le même, soit que le courant parcoure seulement les deux nerfs, soit qu'il passe d'une patte à l'autre, pourvu que l'excitabilité soit affai-

blie. Le membre dont le nerf est parcouru par le courant direct est le seul qui se contracte au moment où l'on ferme le circuit, ou bien sa contraction est beaucoup plus forte que celle de l'autre membre.

Ve PROPOSITION. — *Un courant électrique continu transmis dans un nerf mixte, le crural ou le lombaire, par exemple, modifie l'excitabilité du nerf d'une manière très-différente, suivant sa direction ; l'excitabilité est affaiblie par le passage du courant* DIRECT, *et au contraire elle est conservée et augmentée, du moins dans de certaines limites, par le courant inverse : le temps nécessaire pour que le courant produise cette modification est proportionnel au degré d'excitabilité du nerf et en raison inverse de l'intensité du courant. Après l'ouverture du circuit, la modification du nerf tend à cesser dans un temps d'autant plus court, que l'excitabilité du nerf est plus grande et que l'intensité du courant a été plus faible. Cette proposition explique la différence des effets électro-physiologiques du courant continu suivant sa direction, le phénomène bien connu des* ALTERNATIVES VOLTIANES, *et les* PÉRIODES *découvertes et étudiées spécialement par Marianini et Nobili.*

Reprenons l'expérience principale de la proposition précédente. On prépare une grenouille (*fig.* 1 et 3) de la manière déjà décrite, c'est-à-dire en la réduisant aux deux membres inférieurs, qui ne sont réunis entre eux que par les nerfs lombaires et par un morceau d'épine dorsale. On place cette grenouille à califourchon sur deux verres remplis d'eau, afin que chacune des pattes plonge dans le liquide, et on fait passer le courant d'une pile de vingt ou trente éléments de Faraday dans la grenouille, de manière qu'un des membres et son nerf soient parcourus par le courant direct et l'autre par le courant

inverse. On laisse le circuit fermé pendant un temps plus ou moins long, suivant la force du courant et la vitalité de l'animal, c'est-à-dire pendant vingt ou trente minutes, et on trouve alors, en ouvrant le circuit, que le membre parcouru par le courant inverse est le seul qui se contracte. En fermant de nouveau le circuit, la contraction n'a lieu que dans le membre parcouru par le courant direct : ce résultat, qui rentre sous la proposition précédente, nous prouve en même temps que lorsque le nerf est encore très-excitable, la modification cesse immédiatement après l'ouverture du circuit. Au commencement, comme nous le savons déjà, les contractions se produisaient dans les deux membres, aussi bien lorsqu'on fermait que lorsqu'on ouvrait le circuit. Le résultat est le même si, au lieu de faire passer le courant dans les muscles et dans les nerfs, on limite son passage aux nerfs; la seule différence qu'on trouve est qu'il faut dans ce second cas un temps plus court pour que ces phénomènes se produisent. Le contraire a lieu quant au temps, si on opère sur une grenouille vivante, préparée de manière à la laisser intacte autant que possible et en ayant isolé seulement sur les deux cuisses une portion de nerf crural.

On observe fréquemment sur la grenouille vivante dont les nerfs lombaires ont été isolés et soumis au passage du courant direct pendant quelques minutes, que lorsqu'on ouvre le circuit, les contractions des membres inférieurs sont déjà très-affaiblies, tandis que les contorsions du dos et les signes de douleur sont encore forts et persistants. En opérant de la même manière avec le courant inverse, on trouve au contraire que les contractions réveillées au moment où on ferme le circuit sont très-affaiblies ou éteintes, tandis que les contractions du dos et les signes de la douleur ont lieu dans cet instant. Ainsi donc, les

effets du courant sur le nerf correspondent à deux périodes, suivant que son excitabilité est intacte ou qu'elle a été modifiée par le passage du courant ou naturellement affaiblie ; dans la première période, au commencement et à la fin du courant, l'excitation électrique du nerf se propage dans tous les sens, c'est-à-dire vers les muscles et vers les centres nerveux, quelle que soit la direction du courant ; dans la seconde période l'excitation électrique se propage seulement suivant sa direction quand elle commence à passer dans le nerf, et dans le sens contraire, lorsqu'elle cesse de passer.

Nous remarquerons encore une fois que les phénomènes dus à la cessation du courant peuvent être obtenus sans interrompre le circuit, et qu'il suffit pour cela de dériver le courant de la grenouille avec un arc métallique (*fig.* 3). Au lieu de l'arc métallique, on arrive au même résultat en touchant avec un corps bon conducteur et pour une certaine longueur, tantôt le nerf soumis au courant direct, tantôt celui du courant inverse, quelque temps après que le circuit est fermé : si une goutte d'eau tombe et s'étend sur le nerf parcouru par le courant direct, on n'aperçoit aucun phénomène ; tandis qu'on a une contraction violente, qui est celle qui se produit à l'ouverture du circuit, lorsque la goutte d'eau tombe sur le nerf parcouru par le courant inverse.

Voyons maintenant ce qui arrive lorsqu'on continue à faire passer le courant dans la grenouille pendant un temps plus long et qui varie généralement, suivant les conditions déjà décrites, entre 30 et 40 minutes. Alors il n'y a plus de contraction au commencement du courant direct, tandis qu'une contraction très-forte se produit à l'ouverture du circuit dans le membre parcouru par le courant inverse. Ainsi donc le passage du courant

direct a détruit tout à fait l'excitabilité du nerf, tandis que cette excitabilité s'est maintenue dans le membre parcouru par le courant inverse. Cet état différent des deux nerfs est démontré non-seulement lorsqu'on se sert comme corps stimulant du courant électrique, mais encore en ayant recours à d'autres agents, tels que la chaleur et l'action chimique. Prenons une grenouille réduite par le passage du courant à l'état que nous avons décrit, et après avoir ouvert le circuit, touchons tantôt l'un, tantôt l'autre de ses nerfs lombaires ou avec un fer chaud ou avec un morceau de potasse. Si on agit ainsi sur le nerf qui a été parcouru par le courant direct, il ne se produit aucun phénomène, tandis qu'on a de très-fortes contractions en irritant de cette manière le nerf qui a été soumis au courant inverse. Il est essentiel d'insister sur la différence qu'il y a suivant que l'excitabilité du nerf est naturellement modifiée par l'état d'affaiblissement que ce nerf et son muscle éprouvent lorsqu'ils ne font plus partie d'un animal vivant, ou suivant que la modification est produite par le passage du courant. Dans le premier cas l'excitabilité du nerf n'est que plus ou moins diminuée, tandis que dans le nerf qui a été parcouru par le courant, l'excitabilité restante dépend de la direction de ce courant; pour le nerf parcouru par le courant direct, l'excitabilité est nulle ou toujours plus faible que pour le nerf qu'on a laissé pendant le même temps dans son état naturel. Avertissons cependant que, pour faire ces comparaisons, on doit se servir de grenouilles également vivaces et tuées au même temps : autrement il arrive, du moins au commencement de l'expérience, que la contraction de la grenouille tuée depuis quelques secondes seulement est remarquablement plus faible que celle de la grenouille tuée depuis plus longtemps; cette différence

ne dure pas, parce qu'elle est due à l'état de contraction presque tétanique qui s'empare souvent des muscles immédiatement après qu'on a coupé la moelle épinière. Pour s'assurer que l'excitabilité du nerf est augmentée par le passage du courant inverse, on doit prendre une grenouille dans l'état où il n'y a plus de contraction dans le membre parcouru par le courant inverse lorsqu'on ferme le circuit; il arrivera alors, après un certain temps du passage du courant inverse, que non-seulement on aura la contraction forte et tétanique lorsque le courant cesse, mais on verra reparaître la contraction, qui n'existait plus, en fermant le circuit immédiatement après l'ouverture.

Le fait le plus remarquable relatif à cette proposition consiste dans la contraction persistante et presque tétanique qui s'empare à l'ouverture du circuit des muscles qui ont été parcourus pendant 30 ou 40 minutes par le courant inverse. Cette contraction dure 8 ou 10 secondes et même davantage, et pour la faire cesser instantanément, il faut fermer de nouveau le circuit.

Cette contraction tétanique nous prouve l'existence d'un état particulier d'excitabilité du nerf, dont la nature nous est entièrement inconnue, et qui est développé par le passage du courant inverse; je dis état du nerf, parce que si on a la grenouille déjà réduite par ce passage au point de présenter le phénomène du tétanos, il faut que le nerf lombaire reste dans le circuit quand le courant cesse, pour que la contraction tétanique se développe. En effet, le phénomène a lieu si on coupe le nerf lombaire en haut, tandis qu'il ne se produit pas si le nerf est coupé précisément au point où il pénètre dans la cuisse. Nous observerons encore qu'en opérant de la même manière sur des grenouilles vivantes ou sur des animaux à sang chaud, la contraction qu'on obtient à l'ouverture du circuit dans le

membre qui a été parcouru pendant un certain temps par le courant inverse dure très-peu, et d'autant moins que la vitalité de l'animal est plus grande.

Il est temps de vous dire que le fait exprimé par cette proposition a été démontré en répétant et en variant avec le dynamomètre les expériences déjà décrites, c'est-à-dire en mesurant les contractions dans les divers cas. Rien de plus facile que d'avoir des demi-grenouilles préparées sur le même animal, dont la portion d'épine, commune aux deux moitiés, est fixée à la pince de l'appareil, et de faire ensuite passer le courant tantôt dans un nerf, tantôt dans l'autre, et dans l'un toujours direct et dans l'autre toujours inverse. On ne tardera pas à découvrir des différences notables entre les contractions ainsi obtenues et mesurées par les mouvements de l'index du dynamomètre. Après avoir fait passer un petit nombre de fois le courant direct continu, la contraction est déjà diminuée de beaucoup et ne tarde pas à cesser; au contraire, la contraction due au courant inverse à l'ouverture du circuit reste invariable pendant plusieurs minutes. Pour prouver que le courant inverse augmente, du moins dans certaines limites, l'excitabilité du nerf, il suffit de s'assurer que l'effet de ce courant est proportionnel à la durée de son passage, c'est-à-dire exactement opposé à l'effet du courant direct. Supposons qu'on ouvre le circuit du courant inverse, qui était fermé depuis un certain temps, et que la contraction ainsi obtenue soit notée; fermons alors le circuit, pour l'ouvrir de nouveau après une fraction de seconde, ou après une ou 2 ou 3 secondes, ou même davantage. Dans un grand nombre d'expériences que j'ai tentées, j'ai trouvé que la contraction ainsi obtenue en ouvrant le circuit, augmentait depuis 1 jusqu'à 5 ou 6 secondes, proportionnellement au temps que le circuit restait fermé, et qu'elle

restait constante lorsqu'on laissait le circuit fermé pendant un temps plus long.

Ce fait est encore plus remarquable si on agit sur un nerf dont l'excitabilité a été détruite par le courant direct; pour obtenir avec ce nerf la contraction la plus forte au moment où cesse le courant inverse, il faut que le passage du courant se prolonge pendant 25 ou 30 secondes.

Il fallait enfin rechercher si l'action exercée par le courant direct ou inverse sur le nerf se prolonge, et pendant combien de temps, après avoir laissé le circuit ouvert et le nerf en repos. Marianini a prouvé qu'un nerf affaibli par le passage du courant direct a besoin d'un certain temps de repos pour reprendre un certain degré d'excitabilité, et que ce temps est d'autant plus court que la vitalité du nerf est plus grande. On doit dire la même chose de l'augmentation de l'excitabilité que produit le courant inverse; après que le circuit a été ouvert, cette augmentation disparaît plus ou moins rapidement, et si la vitalité du nerf est très-grande, elle cesse presque immédiatement après l'ouverture.

On doit comprendre sous cette proposition le phénomène connu sous le nom d'*alternatives voltianes;* c'est Volta qui a observé le premier qu'une grenouille qui ne se contractait plus par le passage de l'électricité dans une certaine direction, se contractait encore par le passage du même courant en sens opposé.

Pour bien analyser ce fait, reprenons l'étude de l'action du courant sur la grenouille, préparée et placée à califourchon entre deux verres (*fig.* 1 et 3). En faisant passer le courant d'une patte à l'autre, nous savons qu'après 15 ou 20 minutes le nerf parcouru par le courant direct est le seul qui se contracte quand on ferme le circuit, et que lorsqu'on l'ouvre ce n'est que le membre

parcouru par le courant inverse qui se contracte. Après avoir renversé la position des électrodes, nous verrons qu'au moment de fermer le circuit, le membre qui d'abord était parcouru par le courant inverse se contractera sous l'influence du courant direct; nous savons que cela doit arriver, parce que le passage du courant inverse a conservé et augmenté l'excitabilité du nerf. L'autre membre au contraire, qui avait perdu son excitabilité par le passage du courant direct, et qui ne se contractait plus qu'à la fermeture du circuit, parce que, comme l'expérience nous l'a prouvé (IVe Prop.), à conditions égales d'excitabilité, l'action du courant direct surpasse celle du courant inverse, après le passage du courant inverse acquiert de nouveau un certain degré d'excitabilité et se contracte lorsqu'on ouvre le circuit. On conçoit facilement comment ces alternatives peuvent durer pendant un certain temps.

L'usage de la grenouille qu'on a appelée *galvanoscopique* est aussi fondé sur cette proposition. La grenouille galvanoscopique consiste (*fig.* 6) dans une patte de grenouille, à laquelle on a laissé adhérent le filet nerveux, sciatique et crural, le plus long possible. Nous savons déjà qu'en faisant passer un courant dans un nerf dont l'excitabilité est affaiblie, on peut juger de la direction du courant en observant si la contraction a lieu en fermant ou en ouvrant le circuit. Afin qu'il ne reste aucun doute sur les indications fournies par la grenouille galvanoscopique, je prépare sur la même grenouille les deux pattes, que je laisse réunies par leurs nerfs adhérents à un morceau d'épine. En faisant passer un faible courant d'une patte à l'autre, si l'excitabilité du nerf, comme cela arrive souvent après cette préparation, est déjà convenablement affaiblie, la contraction n'aura lieu qu'à la fermeture du circuit dans un seul membre,

qui est celui parcouru par le courant direct, tandis que l'autre membre doit se contracter à l'ouverture du circuit. En faisant usage d'une seule patte galvanoscopique, il est nécessaire que les deux extrémités du circuit qu'on explore touchent deux points différents du filament nerveux, et que la patte soit isolée de l'observateur, ce qu'on fait en la mettant dans un tube de verre (*fig.* 6) ou en l'étendant sur une lame de gutta-percha. Nous verrons dans une des leçons suivantes que cette précaution est nécessaire pour éviter les erreurs que la force électro-motrice des muscles de la grenouille introduirait certainement dans l'expérience.

VIe Proposition. — *Les lois électro-physiologiques établies dans les propositions précédentes sont modifiés lorsqu'on opère avec le courant électrique sur les nerfs des sens, sur les racines antérieures et sur les nerfs ganglionnaires; on trouve aussi une modification à ces lois en agissant sur les nerfs mixtes, altérés par le passage des courants électriques interrompus, ou après avoir introduit dans l'organisme certains corps qui produisent, comme l'éther sulfurique, un état d'insensibilité.*

Volta a été le premier à noter qu'on éprouvait une sensation de lumière en touchant avec les deux extrémités d'un couple la langue et la paupière ou l'œil lui-même. Cet effet dure tout le temps que le circuit reste fermé, de même que la douleur qu'on éprouve est continue si le courant est assez intense et si on le fait passer en touchant avec les électrodes des points du corps dépourvus d'épiderme. Il arrive aussi qu'avec un courant de 20 ou 30 éléments de Wollaston ou de Faraday qui traverse l'œil on éprouve une sensation douloureuse accompagnée d'une lumière subite au moment où l'on ferme ou quand on ouvre le

circuit. On éprouve des effets analogues si le courant traverse la partie interne de l'organe de l'ouïe. Volta fut aussi le premier à faire cette expérience en appliquant les deux électrodes aux deux oreilles, et il éprouva un sifflement continuel pendant tout le temps que le circuit resta fermé. Nous rappellerons enfin la plus ancienne des expériences d'électro-physiologie, qui est celle de la saveur qu'on sent lorsqu'on place la langue entre une lame de zinc et une lame d'argent qui sont en contact hors de la bouche. Cette saveur est tantôt acide, tantôt alcaline, suivant qu'on touche la surface de la langue avec l'argent ou avec le zinc. Dans ce cas encore la sensation est continue ; si on était sûr que la saveur varie avec la direction du courant, on pourrait soupçonner que cet effet dépend de la saveur des produits de l'électrolysation.

D'ailleurs ces sensations s'obtiennent avec un courant très-faible, et les saveurs que l'on sent ne correspondent pas à celles des corps qui pourraient être séparés par les actions électro-chimiques. Nous concluons des connaissances peu nombreuses et incertaines que nous possédons jusqu'à présent sur ce sujet, que le courant électrique agit sur les nerfs des sens en éveillant d'une manière continue les sensations propres de ces nerfs, et que si les courants sont forts, les sensations sont alors plus intenses en fermant et en ouvrant le circuit qu'à circuit fermé.

J'ai étudié avec M. Longet l'action du courant électrique sur les faisceaux de la moelle épinière et sur les racines des nerfs. Voici le résultat auquel nous sommes arrivés, après un grand nombre d'expériences très-difficiles et qui ont été vérifiées récemment en Allemagne : lorsque les faisceaux et les racines des nerfs du mouvement ont toute leur excitabilité, on obtient des contractions très-violentes soit en ouvrant, soit en fermant le circuit, quelle que soit

la direction du courant; dans la seconde période, quand l'excitabilité est diminuée, les contractions se réveillent seulement au commencement du courant inverse et à la fin du courant direct, c'est-à-dire qu'elles se produisent dans un ordre opposé à celui qu'on a trouvé pour les nerfs mixtes, tels que les nerfs lombaires et les cruraux. En agissant sur d'autres nerfs simplement moteurs, nous trouvâmes les mêmes phénomènes que sur les racines antérieures.

On a à peine tenté quelques expériences sur l'action du courant électrique sur les différentes parties du cerveau, et toutes nos connaissances sur ce point important se bornent à savoir que le courant agit sur ces parties, comme le font les stimulants mécaniques suivant les célèbres expériences de M. Flourens. Quant à l'action du courant sur le système ganglionnaire, nous ne savons guère plus aujourd'hui que ce que M. de Humboldt découvrit au commencement de ce siècle. Lorsqu'on fait passer un courant électrique à travers le cœur d'une grenouille ou d'un autre animal récemment tué, immédiatement après que les pulsations ont cessé ou sont devenues très-rares, on observe, quelque temps après que le circuit est fermé, que les pulsations reparaissent ou redeviennent plus fréquentes; et si alors on ouvre le circuit, on voit que cette accélération persiste pendant un certain temps et après que le passage du courant est fini.

On obtient aussi des effets analogues, si on agit sur le système ganglionnaire de l'abdomen; c'est-à-dire que le mouvement vermiculaire des intestins s'accélère après que le passage du courant a duré quelque temps, et que cette accélération persiste même lorsque le circuit est ouvert.

Le fait le plus important de ce genre, après ceux de

M. de Humboldt, a été découvert par M. Bernard en agissant avec le courant électrique sur le filet nerveux du ganglion cervical dans la partie inférieure à la section de ce filet. Après cette section, la température de l'oreille s'élève notablement et le sang engorge les capillaires; si on excite alors le filet avec le courant pendant un certain temps, la température normale de l'oreille retourne et la circulation se rétablit. En réfléchissant à la grande influence du système nerveux ganglionnaire sur les fonctions organiques, on a raison d'espérer que nos connaissances sur ce sujet ne tarderont pas à faire des grands progrès par le double concours de la chimie et de la physiologie expérimentale. En attendant, bornons-nous à déduire que l'action électro-physiologique du système ganglionnaire est distincte de celle des nerfs mixtes et moteurs, parce qu'elle se prolonge pendant le passage du courant, ne se manifeste qu'après un certain temps que le circuit est fermé, et persiste après que le circuit est ouvert.

Passons maintenant aux effets électro-physiologiques qu'on obtient en agissant sur les nerfs mixtes après qu'ils ont été soumis à l'action du courant électrique interrompu. Nobili et Marianini avaient observé les premiers qu'en faisant contracter plusieurs fois de suite une grenouille par l'interruption successive du courant, la grenouille était prise d'un état tétanique auquel succédait une grande diminution dans l'excitabilité des nerfs. On démontre facilement avec le dynamomètre que la contraction d'une grenouille, qui a été soumise au courant interrompu pendant quelques secondes, est notablement plus faible que celle d'une grenouille semblable tuée en même temps et abandonnée à elle-même. C'est à M. Masson que nous devons la découverte de cette manière d'agir du courant électrique. Pour appliquer le courant interrompu, M. Masson

emploie une roue à dents métalliques isolées entre elles, et comme le circuit est fermé par l'axe de la roue qui communique avec les dents métalliques et par un ressort qui presse contre le bord de cette roue, on comprend que, lorsque la roue est mise en mouvement, on a dans le circuit des passages et des interruptions du courant, qui sont plus ou moins rapprochés suivant, la vitesse de la rotation. On obtient aujourd'hui des effets égaux à ceux de cette roue avec les machines électro-magnétiques dans lesquelles on a introduit l'*interrupteur* bien connu de M. de la Rive. Les effets principaux du courant interrompu sont un état tétanique des muscles et une douleur insupportable qu'on éprouve dans tous les membres ; si ces effets se prolongent pendant quelques minutes, ils seront bientôt suivis de la mort de l'animal. M. Masson a pu, avec une pile de quelques éléments seulement dont le courant était transmis d'une manière interrompue, tuer un chat en quelques minutes. Il faut noter que si on augmente jusqu'à une certaine limite la vitesse de rotation de la roue, les effets que nous avons décrits diminuent d'intensité, si bien que, quand les intermittences ne durent plus que $\frac{1}{300}$ de seconde, on n'éprouve plus de contraction ni de douleur, car l'effet de ce courant interrompu ne diffère plus de l'effet d'un courant continu. Il paraîtrait, suivant quelques expériences qui n'ont pas été assez répétées et variées par le même physicien, que cette limite serait différente pour les divers animaux, et suivant les nerfs du même animal sur lesquels on opère.

Voici les phénomènes observés sur une grenouille préparée d'après la méthode si souvent décrite, et mise à califourchon entre deux verres, et dont les nerfs lombaires ont été soumis pendant quelques secondes au passage d'un courant interrompu. Cessant d'agir avec le courant inter-

rompu, je ferme immédiatement le circuit et je l'ouvre tout de suite après : on observe qu'à la fermeture du circuit le membre parcouru par le courant inverse se contracte, et qu'à l'ouverture c'est le membre parcouru par le courant direct qui se contracte. Si on laisse le circuit fermé pendant quelques minutes, on voit reparaître les phénomènes ordinaires, qui sont, comme on le sait, dans un ordre opposé à ceux que la grenouille nous a présentés tout de suite après avoir été soumise à l'action du courant interrompu.

Un état analogue à celui éveillé par le courant interrompu se vérifie sur un lapin ou sur un chien, dont la sensibilité a été grandement diminuée par l'inspiration de l'éther sulfurique. Supposons que nous avons fait sur le lapin la préparation décrite dans la troisième proposition et que nous nous sommes assurés que le passage du courant direct dans un des nerfs sciatiques donne la contraction, quand on ferme le circuit, et les contorsions du dos et les signes de la douleur lorsqu'on l'ouvre, et que le contraire a lieu sur l'autre nerf parcouru par le courant inverse. Si, après avoir éthérisé l'animal, sans attendre qu'il ait entièrement perdu la sensibilité, on répète l'expérience avec le même courant sur les deux nerfs, on aura alors des effets exactement opposés à ceux qu'on avait d'abord, c'est-à-dire semblables à ceux qu'on a trouvés en agissant avec le courant sur les racines antérieures. Il suffit de couper les nerfs à l'animal éthérisé et d'agir de nouveau avec le courant sur les portions inférieures de ces nerfs pour voir reparaître immédiatement les phénomènes ordinaires, tels qu'on les avait avant l'éthérisation. M. Valentin a trouvé aussi que les grenouilles tenues pendant quelques minutes dans un vase plongé dans un mélange réfrigérant présentent pendant un certain

temps les phénomènes observés sur l'animal éthérisé.

Après avoir exposé un aussi grand nombre de phénomènes, vous comprendrez combien il m'est pénible de terminer cette leçon sans pouvoir vous exposer l'essai d'une théorie ou d'une hypothèse qui embrasse ces phénomènes et ouvre la voie à de nouvelles découvertes; bien au contraire, il faut avouer que nous ne possédons encore aucun principe théorique et que nous n'avons aucune idée sur la nature intime de la relation qui existe entre l'électricité et l'agent inconnu des nerfs. C'est pour cela que nous devons nous borner à la démonstration expérimentale que nous avons donnée des points principaux sur lesquels se fonde cette relation, qui certainement devra un jour être exprimée par une loi élémentaire.

Nous terminerons par quelques mots sur l'application thérapeutique de l'électricité. Il était naturel qu'un agent aussi mystérieux et d'une action si variée comme l'électricité fût tantôt vanté comme un remède universel, tantôt considéré comme nuisible ou sans aucune efficacité dans les maladies. Probablement, la vérité ne se trouve pas dans ces opinions extrêmes, et notre ignorance sur la nature de l'action physiologique du courant explique suffisamment ces alternatives, qui ne cesseront pas de sitôt.

Les seuls principes scientifiques sur lesquels se fonde l'usage thérapeutique du courant électrique sont ceux que Nobili établissait le premier, et qui s'appliquent spécialement à la cure des paralysies et du tétanos. Nobili disait qu'un membre paralysé pouvait être regardé comme dans un état analogue à celui d'une grenouille dont les nerfs lombaires ont été pendant un certain temps parcourus par un courant direct, et que l'état tétanique pouvait se comparer à celui d'une grenouille ou d'un animal quelconque soumis à l'action d'un courant interrompu.

Il faut donc, suivant Nobili, pour guérir la paralysie, soumettre le membre paralysé au courant électrique interrompu, afin qu'il devienne presque tétanique, et pour calmer les effets du tétanos, on doit appliquer le courant continu. Aujourd'hui nous pouvons ajouter, en rappelant ce que nous avons déjà dit, que le passage du courant inverse exalte l'excitabilité des nerfs moteurs, et que, pour faire cesser le tétanos qui se développe à l'ouverture du circuit d'un courant inverse, il suffit de faire passer un courant continu. Nous remarquerons, en outre, que si, après avoir coupé sur une grenouille les deux nerfs lombaires, on continue pendant un certain nombre de jours à irriter de temps en temps avec le courant électrique un seul de ces nerfs coupés, on trouvera au bout d'un certain temps que le membre soumis à cette excitation se contracte beaucoup plus que l'autre qui a toujours été laissé en repos.

Pour tenter avec quelque succès la cure d'une paralysie avec le courant électrique, on doit appliquer, avec patience et avec modération, le courant interrompu; et si la paralysie est des mouvements, il est préférable d'employer le courant inverse interrompu.

Il est certain que MM. Marianini, Magendie, Cima, Duchesne, etc., ont fait connaître un certain nombre de guérisons de paralysie obtenues par l'usage convenable et prolongé du courant électrique.

L'appareil le plus simple pour ces cures est une machine électro-magnétique avec l'interrupteur de M. de la Rive. M. Duchesne emploie un appareil d'induction, et par conséquent les courants induits appliqués avec la méthode qu'il a appelée de l'*Electrisation localisée*. Suivant que la peau, traversée par l'électricité, est plus ou moins imbibée d'eau salée, et que les électrodes sont plus ou moins

mouillés et tenus à des distances variables, M. Duchesne, avec une grande habitude et une parfaite connaissance anatomique des muscles et des nerfs du corps humain, est parvenu à irriter tel ou tel nerf et à faire contracter tel ou tel muscle, quelque petit qu'il soit.

Un autre appareil très-simple consiste dans une pile dont le circuit est successivement interrompu et rétabli avec une roue dentée comme celle de M. Masson. Un appareil plus complet serait formé d'une double bobine et d'une double roue d'interruption : en employant pour donner la secousse les courants induits, on changerait le sens de ces courants en changeant le sens de la rotation. L'intensité de ces courants dépend du nombre de fils de fer qu'on laisse dans la bobine.

Quant à la cure électrique du tétanos, je rappellerai ici un cas dont je fus témoin : le courant électrique continu d'une pile à colonne de 40 à 50 couples fut appliqué à un individu pendant qu'il montrait les symptômes les plus graves et les plus douloureux d'un tétanos d'origine traumatique : pour quelques minutes les symptômes se calmèrent, mais malheureusement peu après ils reparurent, et la maladie ne fut pas vaincue.

On a parlé de l'application de l'électricité à la cure de la cataracte et à la destruction des calculs de la vessie. Ces deux applications n'ont aucun fondement scientifique et n'ont jamais obtenu aucun succès, et il ne pouvait en être autrement; en effet, les calculs sont formés de matières insolubles sur lesquelles le courant n'a aucune action chimique; quant à la cure électrique de la cataracte, il n'y a de vrai que le passage du courant dans un liquide qui contient de l'albumine, détermine la coagulation de cette substance autour de l'électrode positif par l'effet chimique de l'acide séparé par le courant. Il n'en

est pas ainsi du traitement électrique des anévrismes qui a réussi dans quelques cas, parce que la coagulation de l'albumine du sang, produite ou par l'action chimique du courant ou par le réchauffement des électrodes, a pu resserrer le sac anévrismal et en grossir ainsi les parois. On emploie en Allemagne et avec avantage, pour brûler le nerf d'une partie douloureuse, le courant électrique qui traverse un fil très-fin de platine et le rend rouge ou incandescent. M. Nélaton se sert aussi de ce moyen pour la cautérisation des tumeurs érectiles.

Rappelons enfin l'application de l'électricité faite par M. Burci dans un cas de grossesse extra-utérine. Une espèce de fœtus qui croissait en dehors de l'utérus fut soumis plusieurs fois au passage du courant interrompu d'une forte machine électro-magnétique, et peu de temps après la tumeur, qui avait commencé à diminuer après les premiers passages du courant, disparut entièrement.

DEUXIÈME LEÇON.

SUR LA FONCTION ÉLECTRIQUE DE CERTAINS POISSONS.

Avant de parler du pouvoir électro-moteur propre de la fibre musculaire de tous les animaux à l'état de vie, il est utile d'étudier la fonction électrique de certains poissons. Cette fonction n'appartient qu'à un petit nombre d'individus dans lesquels existe un organe particulier qu'on dirait avoir été créé par la nature, afin d'offrir aux physiciens un sujet de recherches et d'analogies importantes.

Le but principal de cette leçon est de vous exposer une théorie fondée sur l'expérience et qui explique assez complétement les propriétés de la fonction des poissons électriques. Nous ne nous arrêterons pas à décrire chacun de ces poissons en particulier, comme le ferait un naturaliste, d'autant plus qu'il n'y a que deux ou trois des poissons qu'on appelle électriques dans les livres d'histoire naturelle, qui aient été l'objet de recherches physiques assez étendues. Les poissons électriques sur lesquels nous étudierons cette fonction sont : le silure ou *malaptérure* électri-

que du Nil, l'anguille électrique ou gymnote, qui vit dans certains fleuves et étangs de l'Amérique méridionale, et plus spécialement la torpille, très-commune dans nos mers.

Depuis Aristote et Pline, on a reconnu à la torpille la propriété de faire éprouver à un animal ou à l'homme qui la touche les effets qu'on attribue aujourd'hui à la décharge électrique d'une bouteille de Leyde, c'est-à-dire une douleur particulière qui se fait sentir surtout dans les articulations, et une sensation plus ou moins passagère d'engourdissement et de faiblesse dans les muscles.

Redi a été un des premiers à s'apercevoir que la *vertu stupéfiante* et *dolorifique* de la torpille avait son siége dans deux organes qu'il appelait *corpi falcati*, et qu'on désigne aujourd'hui sous le nom d'organes électriques.

Il n'est pas difficile de s'assurer que, pour ressentir plus fortement la commotion de la torpille, on doit toucher avec chacune des mains une des faces du poisson. Pour peu qu'on serre la torpille, quand on la tient de cette manière, si elle est encore assez vivace, on éprouve la commotion qui souvent se renouvelle plusieurs fois de suite et devient alors pénible et difficile à supporter. Si on veut éprouver la commotion du gymnote, qui a la forme d'une anguille et dont la longueur est d'un mètre et demi et quelquefois davantage, il faut avec une main serrer la tête et avec l'autre la queue de ce poisson. La commotion qu'on obtient du gymnote est aussi forte que celle d'une machine électro-magnétique. Si on rapproche les mains l'une de l'autre, la commotion devient d'autant plus faible, qu'on raccourcit davantage la portion du gymnote comprise entre les mains. On éprouve aussi une forte commotion avec le silure, quoique ce poisson soit beaucoup plus petit que le gymnote, lorsqu'on serre entre les mains

la tête et la queue. Aujourd'hui qu'on sait que la secousse que font éprouver ces poissons est due à une décharge électrique, on comprend facilement pourquoi cette secousse est très-faible lorsqu'on les touche dans l'eau à travers laquelle l'électricité se décharge pour la plus grande partie. Il faut donc pour sentir la secousse, ainsi que pour obtenir tous les autres phénomènes électriques, enlever le poisson de l'eau dans laquelle on le tient pour le conserver en vie, l'essuyer et le poser sur un plan aussi isolant que possible.

Lorsqu'on veut étudier la fonction électrique de la torpille, sans en éprouver sur soi-même les effets, on dispose sur son corps quelques grenouilles préparées à la manière de Galvani, ou mieux encore quelques grenouilles galvanoscopiques, c'est-à-dire des pattes de grenouilles auxquelles le nerf crural est adhérent; on voit alors, surtout si la torpille est très-vivace, les grenouilles se contracter de temps en temps et indiquer ainsi les décharges du poisson. On peut, du reste, obtenir constamment la décharge en irritant le poisson sur un point quelconque du corps et surtout en exerçant une pression sur les yeux ou sur les parties latérales du crâne. C'est de la même manière qu'on prouve, lorsque le poisson est affaibli et qu'on a eu soin de bien l'essuyer, que la décharge émane de la partie du corps qui correspond aux organes électriques; en effet, tandis qu'on n'observe aucun mouvement dans les grenouilles placées sur les autres parties du corps, celles placées sur les organes électriques se contractent de temps en temps.

La fonction électrique de la torpille est subordonnée à la volonté de l'animal, et pour qu'il fasse éprouver la commotion lorsqu'on l'irrite, il est nécessaire que l'irritation se transmette par les nerfs et par la moelle épinière

au cerveau, ce qui peut se vérifier après avoir coupé la moelle épinière en un point quelconque ; on voit alors que l'irritation produite au-dessous de la section n'est plus suivie de l'effet ordinaire.

Lorsque le gymnote donne la décharge pendant qu'il est dans l'eau, pour tuer les petits poissons ou les grenouilles qu'on lui donne pour nourriture, on observe, comme Faraday l'a décrit le premier, qu'il se replie en forme d'arc autour de sa proie : cet instinct remplit parfaitement le but, car de cette manière la couche d'eau que la décharge doit traverser est diminuée et le corps du gymnote embrasse sur une plus grande étendue l'animal qu'il veut foudroyer.

Citons encore un autre fait pour prouver que la volonté et naturellement l'instinct du poisson dirigent la fonction électrique. Si, en renouvelant les irritations, on force une torpille qui est hors de l'eau et bien essuyée à répéter les commotions plusieurs fois de suite, on trouvera que l'animal, après avoir donné un certain nombre de décharges, s'obstine, tant qu'il est hors de l'eau, à rester inactif. Je dis qu'il s'obstine, car on est presque sûr d'éprouver une commotion très-forte au moment où on replonge ce même poisson dans l'eau. Certainement, parmi les causes de la suspension de la fonction électrique, il faut tenir compte, comme nous le verrons ensuite, de l'affaiblissement général du poisson lorsqu'il est tenu hors de l'eau, et surtout de l'épuisement de son système nerveux par les décharges répétées. En effet, les gymnotes, après avoir attaqué par des décharges réitérées les chevaux sauvages qui se débattent avec eux dans les étangs, deviennent impuissants et sont obligés de cesser la lutte pour se rétablir avec le repos. Mais on doit admettre aussi que, lorsque le poisson est hors de l'eau, une portion plus ou moins grande de la

décharge qu'il donne étant irrité, parcourt l'animal qui, ayant ainsi éprouvé les effets de la commotion, cesse de répéter cet acte douloureux pour lui. Faraday a fait sur le gymnote une remarque semblable. Il paraît, dit-il, que lorsque le poisson est touché par des corps isolants, il ne donne que deux ou trois décharges, tandis qu'il les répète un plus grand nombre de fois lorsqu'on se sert de corps conducteurs pour l'irriter. On peut ainsi s'expliquer pourquoi tous les animaux doués de la fonction électrique appartiennent à la classe des poissons, à peau fine et dépourvue d'écailles.

Les premiers observateurs avaient admis que la fonction électrique était toujours accompagnée de quelque mouvement du corps du poisson ou de la contraction de ses muscles; mais il est prouvé aujourd'hui que le gymnote et la torpille peuvent donner des décharges très-fortes et répétées sans qu'on observe aucun mouvement, tandis que dans d'autres circonstances on voit ces poissons s'agiter et se tordre avec violence sans donner aucune décharge. Il était important de déterminer avec précision si pendant la décharge le volume du poisson subit quelque variation. Pour faire cette recherche, on place une torpille vivante dans un bocal de verre (*fig.* 7) à large ouverture plein d'eau salée, dans laquelle nagent aussi quelques grenouilles préparées. L'ouverture est bouchée avec un bouchon de liége qui est traversé par un petit tube de verre ouvert aux deux extrémités. Par le même bouchon passent aussi deux fils de cuivre dont la portion plongée dans l'eau est couverte d'une couche isolante excepté aux extrémités, qui sont terminées en pointe et qu'on a soin d'introduire dans le corps de la torpille, précisément dans les parties qui sont situées entre le crâne et les organes électriques. Si le vase est

plein d'eau et le bouchon bien fait, on pourra, en exerçant une légère pression, fermer exactement le vase et avoir une colonne liquide soulevée dans le tube.

Si alors on fait communiquer les extrémités extérieures des fils métalliques avec les pôles d'une pile ou d'une machine électro-magnétique, on est sûr que dans ce moment, et toutes les fois qu'on fait passer le courant, la torpille donne la décharge; toutefois, on voit la colonne liquide rester immobile dans le tube, ce qui prouve bien que la décharge de la torpille a lieu sans que le volume de son corps éprouve aucune variation.

Il pouvait arriver, comme pour les muscles qui se contractent, que pendant la décharge les faces de l'organe électrique subissent un rapprochement ou un éloignement; mais on peut démontrer, par une expérience très-délicate que nous allons décrire, que cette supposition est sans fondement. Un levier fait avec un tube de verre très-fin à bras fort inégaux et suspendu très-délicatement, est placé de manière que l'extrémité du bras le plus court repose sur la surface de l'organe électrique d'une torpille vivante; on verra le levier rester immobile pendant que la torpille donne la décharge.

Il est donc prouvé que la décharge électrique de la torpille a lieu sans que l'organe destiné à cette fonction, ni le corps entier du poisson, souffrent aucun changement de volume ou de forme.

Mais il est temps que je vous décrive les expériences qui prouvent que la secousse donnée par ces poissons est vraiment une décharge électrique comparable à celle d'une bouteille de Leyde ou d'une machine électrique. Walsh fut le premier, en 1773, c'est-à-dire plusieurs années avant la découverte de Galvani, qui démontra que la commotion produite par la torpille et par le gymnote

était l'effet d'une décharge électrique. L'expérience de Walsh consistait à toucher la torpille ou le gymnote, tantôt immédiatement avec les mains, tantôt avec des corps métalliques, tantôt avec des corps isolants. Dans les deux premiers cas on éprouvait la commotion, qui manquait dans le troisième. Walsh fit plus encore, en prouvant que l'arc conducteur, à travers lequel passe la décharge de la torpille, doit toucher par une de ses extrémités la face dorsale de l'organe électrique et par l'autre la face abdominale, de la même manière que pour décharger la bouteille de Leyde on doit faire communiquer ensemble les deux armatures. Il restait démontré par cette expérience que les deux faces de l'organe correspondent aux deux armatures ou aux deux pôles d'une batterie ou d'une pile. Cette démonstration de Walsh fut confirmée ensuite par tous les expérimentateurs; il n'était resté que quelque incertitude sur la condition essentielle de l'arc qui doit servir pour la décharge des poissons électriques; car il ne suffit pas de toucher la torpille avec un corps conducteur pour avoir la décharge, comme Gay-Lussac l'avait cru, mais il faut toucher avec ce corps les deux faces de l'organe électrique en même temps. Lorsqu'on n'a pas soin d'isoler parfaitement du sol la torpille sur laquelle on opère, ce qu'il faut faire en la plaçant sur un plan de résine ou sur une plaque de gutta-percha, on doit éprouver la commotion en touchant par une seule main la face supérieure du poisson; en effet, la torpille étant en communication avec le sol, l'arc est formé par le corps de l'observateur et le sol. Il suffit, pour s'assurer de cette vérité, de toucher la torpille non isolée avec le nerf d'une grenouille galvanoscopique qu'on tient à la main; on verra la grenouille tantôt se contracter et tantôt rester immobile, pendant que le poisson donne la décharge, suivant qu'on

tient la grenouille directement avec la main ou bien par l'intermédiaire d'un support isolant. Il faut avertir cependant qu'on obtient encore la contraction de la grenouille galvanoscopique, surtout si la torpille est très-vivace, même lorsque la grenouille est soutenue par un corps isolant et que la torpille est isolée du sol, pourvu qu'une certaine longueur du filet nerveux repose sur une des faces de l'organe. Cela a lieu, comme nous l'expliquerons mieux bientôt, parce que les divers points de la même face, dorsale ou abdominale de l'organe, ont un degré différent de tension électrique. M. de Humboldt, dans son beau Mémoire sur le gymnote, affirme aussi que, bien que l'animal fût posé sur un plan de bois sec et assez isolant, on éprouvait cependant la commotion en le touchant par une seule main ou par l'extrémité d'un fil métallique qu'on tenait à la main. Probablement, le système d'isolement que M. de Humboldt était obligé d'employer n'était pas parfait, et d'ailleurs avec des décharges électriques très-fortes, comme celles d'une batterie ou des machines électro-magnétiques très-puissantes, il est presque impossible d'obtenir l'isolement de ces machines et de ne pas éprouver la commotion en touchant une armature ou une extrémité seule du circuit.

Passons maintenant à la description des moyens par lesquels on peut obtenir de la décharge électrique des poissons la déviation de l'aiguille du galvanomètre, la décomposition électrolytique, l'étincelle et tous les autres effets du courant.

On avait cru d'abord qu'un galvanomètre très-sensible et dans lequel les fils de la spirale seraient parfaitement isolés entre eux, était indispensable pour obtenir de la décharge électrique de la torpille la déviation de l'aiguille; mais il est prouvé aujourd'hui qu'un galvanomètre ordi-

naire, muni d'un système faiblement astatique, peut servir à cet effet. Les extrémités du fil du galvanomètre sont soudées à deux lames de platine, chacune desquelles est fixée à un manche isolant; il est encore plus commode d'avoir deux plateaux de cuivre de 20 centimètres de diamètre, dont l'un repose sur trois pieds de gutta-percha et l'autre est muni d'un manche isolant (*fig.* 8). Les fils du galvanomètre se fixent à vis à un appendice soudé sur chaque plateau, et la torpille bien essuyée est placée entre les deux plateaux et légèrement comprimée. Pour peu que le galvanomètre soit sensible, au moment où on commence l'expérience l'aiguille dévie à cause du défaut d'homogénéité des lames de platine ou des disques de cuivre, mais elle ne tarde pas à retourner au zéro et à se fixer. Quand même l'aiguille reste un peu déviée, on distingue parfaitement la décharge de la torpille, parce qu'on a alors une déviation brusque et instantanée. Le sens de cette déviation indique que l'arc extérieur appliqué sur les deux faces de l'organe de la torpille est parcouru par un courant dirigé du dos au ventre de l'animal. Il arrive souvent que les décharges sont assez fortes pour altérer le magnétisme du système astatique du galvanomètre; alors l'aiguille ne retourne plus au zéro et on doit s'assurer de nouveau de l'indication du galvanomètre avec un couple voltaïque.

Si on répète la même expérience sur le gymnote, on obtient également au moment de la décharge, qui est indiquée par la commotion qu'on éprouve ou par les contractions des grenouilles, une déviation forte et brusque de l'aiguille, dont le sens fait voir que le courant est dirigé dans le fil du galvanomètre de l'extrémité qui touche la tête à celle qui est en contact avec la queue; ces deux parties du gymnote correspondent donc au dos et au

ventre de la torpille et sont en quelque sorte les deux pôles de l'appareil électrique. Dans le silure, les deux pôles se trouvent aussi vers la queue et vers la tête, avec la différence cependant que le courant a une direction opposée à celle du gymnote, c'est-à-dire qu'il est dirigé de la queue à la tête dans le galvanomètre.

En étudiant la distribution des états électriques sur les deux faces de l'organe de la torpille au moyen du galvanomètre, on trouve que les points de l'une ou de l'autre face qui correspondent à la plus grande épaisseur de l'organe et qui sont à proximité des branchies, ont une tension plus grande que les points de la même face qui correspondent à la portion la plus mince et la plus externe du corps du poisson. Cela explique pourquoi l'on a une décharge, quoique très-faible, en touchant deux points de la même face d'un des organes avec les extrémités du galvanomètre, ou bien deux points situés, l'un sur un des organes et le second sur l'autre organe, tous deux sur la même face, pourvu qu'ils ne soient pas symétriquement placés. On comprend également bien pourquoi la grenouille galvanoscopique se contracte, quoiqu'elle soit isolée de la main de l'observateur, si son nerf est en contact avec une certaine étendue de l'une des faces de l'organe de la torpille. Si on répète des expériences semblables sur le gymnote et sur le silure, en plaçant les deux extrémités du galvanomètre très-près l'une de l'autre et vers la moitié du corps de l'animal, on trouvera que la décharge est très-faible dans ces points et qu'elle croît d'intensité à mesure qu'on éloigne les deux électrodes entre eux et du milieu de l'animal.

Il était important d'étudier les lois de la décharge de la torpille obtenue en touchant avec les extrémités du galvanomètre les parties internes de l'organe. A cet effet,

on enlève une portion de l'organe par une section normale à la surface du poisson, de manière à mettre à découvert les colonnes prismatiques de l'organe. Les extrémités du galvanomètre, qui doivent être en platine, s'appliquent très-près l'une de l'autre et vers le milieu de la section de l'organe. En comprimant le poisson sur le crâne ou sur les troncs nerveux qui vont dans l'organe, de manière à obtenir un certain nombre de décharges, on verra que la déviation de l'aiguille augmente à mesure qu'on éloigne les extrémités du galvanomètre l'une de l'autre, en les approchant ainsi, l'une du dos et l'autre du ventre du poisson; le courant reste toujours dirigé dans le galvanomètre de l'extrémité qui est près du dos à l'extrémité plus rapprochée du ventre. Ce résultat est le même que celui qu'on obtient avec le gymnote lorsque les extrémités du galvanomètre, placées d'abord sur le milieu de l'organe mis à découvert du poisson, se rapprochent peu à peu, l'une de la tête et l'autre de la queue. Il est facile de vérifier ces mêmes faits en substituant au galvanomètre la grenouille galvanoscopique convenablement préparée et après s'être assuré que son nerf n'est plus sensible qu'au courant direct au commencement de son passage. Il faut employer en même temps deux ou quatre grenouilles galvanoscopiques dont les nerfs sont disposés le long des prismes de l'organe, les uns dirigés de l'extrémité dorsale à l'extrémité abdominale des prismes, et les autres en sens contraire. Soit que les nerfs soient étendus en contact des colonnes prismatiques, soit que les nerfs ne touchent que par deux points les bases de ces colonnes ou immédiatement ou à travers une couche de papier mouillé, dans tous ces cas, lorsque la décharge a lieu, les grenouilles galvanoscopiques dont les contractions sont plus constantes et persistent davantage sont celles dont le nerf est

étendu sur l'organe du dos vers le ventre et dont la patte est tournée par conséquent vers cette dernière partie.

Après avoir dit quels sont les effets de la décharge des poissons électriques sur le galvanomètre, il est presque inutile d'ajouter que cette décharge est capable d'aimanter une aiguille d'acier ou de fer doux, placée dans une hélice dont les extrémités touchent les deux faces de l'organe; nous dirons plutôt un mot sur l'action électrolytique de la décharge des poissons électriques. On place la torpille entre les deux plateaux métalliques (*fig.* 8) que nous avons déjà décrits, et à chacun de ces plateaux on unit un fil de platine; on ferme le circuit en plaçant entre les extrémités libres des fils de platine du papier trempé dans une solution ordinaire d'amidon et d'iodure de potassium; à chaque décharge que donne la torpille, on voit se former une tache presque noire sous le fil qui communique avec le plateau placé sur le dos de l'animal, comme cela arriverait si ce fil communiquait avec le pôle positif d'une pile ou avec l'armature interne d'une bouteille pendant la décharge; on obtient le même effet avec la décharge du gymnote. A propos du passage de la décharge de la torpille dans un liquide, nous observerons qu'en faisant passer cette décharge à travers une colonne d'eau salée longue de $0^m,50$ à $0^m,60$, et interrompue par plusieurs diaphragmes de platine, on a au galvanomètre une déviation très-peu différente de celle qu'on a sans avoir introduit dans le circuit cette résistance.

Pour terminer l'exposition des propriétés de la fonction électrique des poissons, il nous reste à parler de l'étincelle. Bien que Walsh affirme dans son mémoire sur le gymnote, qu'il a obtenu l'étincelle de la décharge électrique de ce poisson, on n'avait plus réussi à revoir ce phénomène jusqu'à ces derniers temps, malgré les expériences tentées

par Davy et par d'autres observateurs sur le gymnote et sur la torpille, et on doutait généralement de la possibilité de l'obtenir. Nous savons aujourd'hui que cette expérience est très-facile et que pour réussir il faut seulement que le circuit dans lequel on fait passer la décharge de la torpille soit ouvert et fermé à de petits intervalles de temps, pour pouvoir rencontrer avec plus de probabilité le moment où cette décharge peut devenir visible par l'étincelle. Pour arriver à ce résultat, il suffit d'unir à un des plateaux (*fig.* 8), avec un fil de cuivre, une lime de fer et de fixer à l'autre plateau un fil de fer ou de cuivre amalgamé. On met la torpille entre les deux plateaux et on se place dans une salle obscure ; on frotte alors légèrement le fil amalgamé sur la lime, tandis qu'on comprime un peu le poisson avec le plateau supérieur. En opérant ainsi, on ne tarde pas à voir éclater une ou deux étincelles plus ou moins vives, avec les caractères de la lumière électrique qui se produit entre des pointes de fer ou de cuivre amalgamé.

Après les effets généraux de la fonction électrique des poissons, nous devrions passer à la théorie de cette fonction ; mais il est indispensable que nous donnions auparavant une courte description de la structure des organes électriques. Sans entrer dans certaines particularités qui ne sont pas encore bien vérifiées ni généralement admises, nous admettrons que la structure élémentaire de l'organe électrique est la même chez tous les poissons connus, et qu'elle consiste en une toute petite masse d'un liquide albumineux contenu dans une cavité de forme prismatique, dont les bases, beaucoup plus grandes que la hauteur, sont formées par des membranes très-minces. Si l'on s'imagine qu'un grand nombre de ces masses, placées les unes sur les autres, sont en contact par leurs bases, on comprendra la structure d'une des colonnes prisma-

tiques hexagonales de l'organe électrique. Ces colonnes, contenues dans une cavité formée par un tissu aponévrotique, se terminent d'une part au tégument du dos et de l'autre au tégument du ventre. La réunion de ces prismes, comprimés entre eux par les tissus qui les renferment, forme l'organe de la torpille. Chez le gymnote, les colonnes prismatiques sont disposées suivant l'axe de l'animal et aboutissent à la tête et à la queue. Chez le silure, la structure de l'organe semble moins régulière que chez la torpille et le gymnote, bien que le liquide qui remplit les cellules ait les mêmes propriétés physiques, et probablement la même composition chimique. Si l'on compare la masse des filaments nerveux qui se distribuent dans un organe électrique à celle qui appartient à un muscle d'égal volume, on trouve que la première est beaucoup plus grande que la seconde. Les anatomistes ont trouvé que les nerfs des organes électriques des divers poissons n'ont pas la même origine ; ainsi, pour la torpille les nerfs de l'organe proviennent de la cinquième et de la huitième paire, tandis que ce sont seulement les nerfs spinaux qui se distribuent dans l'organe du gymnote. Le cerveau de la torpille (*fig.* 9) est remarquable par une grande masse, qui n'existe généralement qu'à l'état de rudiment dans les poissons de la même espèce, et qui forme un quatrième lobe après les lobes olfacteurs, les lobes optiques et le cervelet. Cette masse, qui semble être une expansion de la moelle allongée, se compose de fibres élémentaires qui se distribuent dans l'organe électrique, et en grande partie de substance grise et ganglionnaire. Les fibres nerveuses primitives pénètrent dans les cellules ou dans les organes que nous avons appelés élémentaires et se distribuent sur les membranes ou sur les cloisons disposées normalement à l'axe des prismes ; ces fibres se ramifient en filaments

si déliés, qu'on peut à peine les distinguer avec les microscopes les plus délicats; mais autant que l'œil peut les suivre, on les aperçoit toujours appliquées sur les cloisons.

Hunter a compté sur un des organes électriques de la torpille quatre cent soixante-dix prismes; on croit généralement que ce nombre est à peu près le même, quelle que soit la grandeur de l'animal; les anatomistes ont trouvé que chacun de ces quatre cent soixante-dix prismes renferme environ deux mille cellules ou organes élémentaires. Les prismes du gymnote sont beaucoup plus longs que ceux de la torpille, puisque dans les deux masses électriques principales, la longueur des prismes est presque égale à celle du corps de ce poisson. On compte dans chaque prisme de moyenne grandeur environ quatre mille cellules ou organes élémentaires, et il y a à peu près quarante prismes dans chaque organe électrique. On voit donc que les cellules électromotrices de l'organe de la torpille sont plus petites que celles du gymnote; en effet, dix cloisons d'un prisme du gymnote forment une couche de $1^{mm},350$ de hauteur, tandis que le même nombre de cloisons d'un prisme de torpille forme une hauteur de $0^{mm},200$ seulement. La surface des cellules est aussi bien différente dans ces deux poissons; une cellule de l'organe du gymnote aurait 50 millimètres carrés de surface, et celle de la torpille 6 à 8 millimètres carrés seulement. La masse nerveuse qui se distribue dans les organes électriques devait varier avec le nombre et la grandeur des cellules élémentaires; en effet cette masse est proportionnellement bien plus considérable dans l'organe de la torpille que dans celui du gymnote. La différence de grandeur entre la cellule élémentaire de l'organe de la torpille et celle du gymnote nous explique

comment un prisme de la torpille, bien qu'environ trente fois plus court qu'un prisme du gymnote, est formé d'un nombre de cellules qui n'est cependant que la moitié de celui d'un prisme de l'organe du gymnote.

La somme totale des prismes de l'organe de la torpille est à peu près environ dix fois plus grande que celle de l'organe du gymnote ; on peut évaluer à 940,000 environ le nombre de cellules que contient un des organes électriques de la torpille, tandis qu'un des organes du gymnote, quoique plus grand, ne contient que 192,000 cellules ; le volume d'une de ces cellules est de soixante-dix à quatre-vingts fois plus grand que celui des cellules de l'organe de la torpille.

Nous ajouterons enfin que mille parties de la substance de l'organe de la torpille contiennent 903,4 d'eau, et que le résidu est en grande partie formé d'albumine et d'une petite quantité de substance grasse qui provient probablement des filaments nerveux de l'organe.

Ces notions sur la structure des organes électriques suffisent pour nous prouver que ce n'est pas dans les organes électriques entiers qu'on doit chercher le principe physique de la théorie de leur fonction électrique, mais qu'il faut au contraire étudier cette fonction sur la plus petite portion possible de l'organe, afin d'arriver à connaître la fonction de la cellule élémentaire. Heureusement l'expérience n'est pas difficile à faire, du moins dans les limites où l'on peut opérer avec nos appareils. On coupe rapidement sur une torpille bien vivace un morceau de l'organe qui peut consister en un ou deux prismes réduits à un dixième de leur longueur. On place ce petit morceau sur un plan isolant, en ayant soin de se rappeler la face qui correspond au dos et celle qui est tournée vers le ventre de l'organe. Alors on étend en différentes direc-

tions sur le petit morceau d'organe deux ou trois filaments nerveux de grenouilles galvanoscopiques; ensuite on irrite le petit morceau avec une pointe très-fine de verre ou d'ivoire et même de métal. On est à peu près sûr qu'après une ou deux tentatives on verra les grenouilles galvanoscopiques se contracter. En faisant l'expérience avec plus d'attention et avec un morceau d'organe électrique un peu plus gros, les contractions des grenouilles galvanoscopiques nous montrent que la décharge de ce petit morceau ne diffère que par l'intensité de celle de l'organe entier. Pour rendre l'expérience plus instructive encore, on tâche d'avoir un petit morceau d'organe auquel est attaché le filament nerveux qui s'y distribue; et après avoir disposé les nerfs de la grenouille galvanoscopique sur les prismes de ce morceau, on applique sur les deux bases qui correspondent aux faces du poisson les deux lames de platine qui sont unies aux extrémités du fil d'un galvanomètre très-délicat. Pour plus d'exactitude, on tient soulevé le nerf du petit morceau d'organe avec un fil de soie. En irritant ce nerf mécaniquement ou avec un courant électrique, on est certain d'avoir la décharge dans le sens ordinaire indiquée par une déviation de 30 ou 40 degrés.

On peut répéter cette expérience sur un morceau plus grand de l'organe de la torpille, auquel on laisse adhérents des filaments nerveux plus longs et bien isolés (*fig.* 10). Tant que le morceau d'organe est très-frais, on a la décharge toutes les fois qu'on irrite les nerfs avec le courant, c'est-à-dire en fermant ou en ouvrant le circuit; quelle que soit la direction de ce courant, la décharge est toujours dirigée de la face dorsale à la face abdominale dans l'arc du galvanomètre. A mesure que l'excitabilité des nerfs s'affaiblit, on n'a plus la décharge de l'organe qu'au commence-

ment du courant direct et à l'interruption du courant inverse. Comme nous le savons déjà, une loi semblable règle l'action électro-physiologique des nerfs mixtes, et la différence consiste dans la substitution de la décharge électrique à la contraction musculaire.

J'ajouterai enfin une autre expérience qu'on fait sur un petit morceau d'organe de la torpille auquel on a laissé adhérent le filet nerveux appartenant à la portion externe de l'organe. En irritant d'une manière quelconque cette portion du nerf, on n'a jamais la décharge dans le morceau de l'organe duquel sort ce nerf; tandis que, comme nous l'avons déjà montré, la décharge ne manque jamais en irritant le nerf avant qu'il pénètre dans l'organe.

Les faits que nous venons de décrire nous paraissent suffisants pour qu'on puisse fonder la théorie de la fonction des poissons électriques sur le principe suivant : « L'irritation d'un nerf transmise dans le sens de sa ramification, parvenue aux dernières limites de cette ramification et par conséquent dans la cellule élémentaire de l'organe électrique, polarise électriquement cette cellule, et par un effet analogue à celui de l'action électromagnétique, développe transversalement à sa direction et sur les deux faces de chaque diaphragme des états électriques contraires. »

Ce principe admis, nous pourrons expliquer toutes les propriétés de la fonction électrique des poissons. Parlons d'abord des propriétés électriques des prismes de l'organe. On comprend facilement que chaque prisme étant formé d'un grand nombre de cellules superposées qui se polarisent simultanément sous l'influence de l'irritation nerveuse, il en doit résulter une augmentation de tension électrique aux extrémités du prisme, tout à fait comme dans une pile voltaïque ou dans une spirale électro-dynamique.

On comprend aussi comment la tension des états électriques développés dans une cellule et par suite dans le prisme doit varier avec la grandeur de la cellule, c'est-à-dire avec la quantité de matière polarisée par l'irritation nerveuse; par conséquent l'intensité de la décharge doit augmenter avec la longueur et avec la section du prisme; et en effet nous avons vu que la portion la plus épaisse de l'organe de la torpille donne une décharge plus forte que la portion la plus mince, et que le gymnote donne une décharge plus forte que la torpille, sans que cette différence soit en proportion de la longueur relative des prismes des deux poissons, car les cellules de l'organe de la torpille sont plus petites et par conséquent en plus grand nombre pour l'unité de longueur du prisme.

En se basant sur une certaine analogie entre les piles voltaïques et les organes électriques des poissons, on pourrait se demander si l'on doit considérer les prismes, tels qu'ils sont réunis ensemble dans l'organe, comme autant de piles mises en contact et qui agissent par surface; dans ce cas, la théorie de la pile nous enseignerait que l'action réunie des prismes ne devrait pas augmenter l'intensité de la décharge. Quoique l'expérience qu'on peut tenter pour juger si la décharge de la torpille augmente avec l'étendue de la surface des électrodes qui touchent le poisson soit très-difficile, puisqu'il faut agir sur l'organe entier pour le conserver à l'état de vie, on peut affirmer que la décharge de la torpille, tant dans les effets physiologiques que dans son action électro-magnétique, augmente, jusqu'à une certaine limite, avec l'étendue des électrodes. Comme nous ignorons si la polarisation électrique de la cellule s'effectue d'une manière tout à fait analogue à celle qui a lieu dans une pile voltaïque, et

comme nous savons par les expériences précédentes, que non-seulement chaque prisme, mais chaque cellule même peut être mise en activité indépendamment des autres, je ne vois pas de difficulté à admettre que l'augmentation de la décharge en proportion des surfaces de l'organe qui sont touchées, est un effet de la somme croissante des décharges simultanées, bien qu'indépendantes, des divers prismes.

Il me reste à vous parler de quelques autres conséquences du même principe, avec lequel nous essayons d'expliquer toutes les propriétés de la fonction électrique des poissons, et qui s'appliquent à la relation qu'il y a entre l'énergie et la durée de cette fonction et l'activité des actions nerveuses et des fonctions nutritives de ces poissons.

A ce propos, je crois intéressant de vous montrer comment dans la torpille la puissance nerveuse qui, sous l'action de la volonté, met en activité l'organe électrique, émane spécialement du quatrième *lobe* ou *lobe électrique* du cerveau (*fig.* 9). On peut tenter l'expérience, et même elle est plus concluante, sur une torpille très-affaiblie et presque morte. Le poisson étant essuyé et placé sur une table, on distribue sur son corps différentes grenouilles préparées et on applique sur les deux faces de l'organe les lames du galvanomètre. On coupe rapidement avec un rasoir à gros fil la face supérieure du crâne de la torpille pour découvrir le cerveau et on irrite légèrement les divers lobes du cerveau et la moelle allongée. Si l'expérience est bien faite, on n'a la décharge de l'organe que lorsqu'on touche le quatrième lobe, et dans ce cas on l'obtient constamment et toujours dirigée dans le sens ordinaire ; cette décharge procède de l'organe droit ou du

gauche, suivant qu'on irrite la masse droite ou la gauche de ce lobe (1).

On peut encore isoler le lobe électrique de la moelle allongée et des masses encéphaliques supérieures, et néanmoins la propriété de mettre en activité l'organe électrique persiste lorsqu'on irrite ce lobe.

Comme conséquence de la théorie que nous avons donnée de la fonction électrique des poissons, il faut encore considérer l'augmentation de la fonction respiratoire et des actes nutritifs de la torpille qu'on trouve quand on la force à répéter plusieurs fois de suite la décharge électrique. On fait l'expérience en tenant deux torpilles qui doivent être, autant que possible, également vivaces et du même poids, dans deux quantités égales d'eau de mer, maintenues à la même température. On tourmente fréquemment une des torpilles sous l'eau et on l'oblige à donner plusieurs décharges, tandis qu'on laisse l'autre en repos. Après 40 ou 50 minutes d'expérience, on analyse l'air dissous dans les deux masses d'eau et on trouve constamment une quantité moindre d'oxygène dans l'air dissous dans l'eau où se trouve la torpille tourmentée.

L'influence de la température de l'eau sur la fonction électrique des poissons mérite aussi d'être notée Si on transporte une torpille d'une masse d'eau à + 18 ou + 20 degrés centigrades, dans laquelle elle est restée pendant quelque temps, dans l'eau à + 4 degrés ou au-dessous, quelques minutes de séjour dans cette eau suffisent

(1) Dans mes premières expériences sur la torpille, j'avais cru voir dans quelques cas l'inversion des décharges obtennes en irritant ou en blessant fortement le quatrième lobe. Ce résultat est le seul que je n'aie pu confirmer depuis, bien que j'aie répété un grand nombre de fois mes expériences.

pour que les mouvements respiratoires cessent ou au moins deviennent très-lents et qu'il soit impossible d'obtenir la décharge électrique. Qu'on enlève la torpille de cette eau et qu'on la remette dans de l'eau plus chaude, et après 10 ou 15 minutes, on la voit reprendre toute sa vigueur. On peut répéter ces alternatives plusieurs fois de suite sur le même animal. Voyons maintenant ce qui arrive si l'on place la torpille dans de l'eau à + 30 ou + 35 degrés : nous la verrons s'agiter dans le liquide, donnant des décharges spontanément, et étant prête à en donner au moindre contact ; mais après quelques minutes elle cessera de vivre. Ces résultats s'expliquent facilement par les effets de la température de l'eau sur les fonctions de la respiration et de la circulation du poisson. Avec la chaleur, ces fonctions, ainsi que la puissance nerveuse, acquièrent plus d'activité ; mais bientôt l'oxygène dissous dans l'eau se consume et le poisson meurt asphyxié.

On peut de même s'expliquer la fatigue qu'éprouvent les poissons électriques après des décharges répétées, et que M. de Humboldt a si bien décrite dans sa relation sur la pêche des gymnotes. Nous ignorons malheureusement si l'organe électrique de la torpille, mis en activité, se trouve dans les mêmes conditions qu'un muscle qui se contracte, c'est-à-dire si cet organe consume alors une plus grande quantité d'oxygène que celle qu'il consume lorsqu'il reste inactif, et jusqu'ici nous n'avons pas pu surmonter toutes les difficultés qui accompagnent cette recherche importante. Malgré cette incertitude, il est hors de doute que *la force nerveuse* doit se consumer en grande quantité pour mettre en activité un appareil où tant de nerfs se distribuent.

Nous dirons encore un mot de l'influence des poisons narcotiques sur la fonction électrique des poissons. Ces

poisons, c'est-à-dire la morphine, la strychnine ou l'extrait alcoolique de la noix vomique, tuent la torpille après avoir réveillé une activité extraordinaire dans la fonction de l'organe électrique ; en effet ces poissons, tenus hors de l'eau après l'empoisonnement, donnent spontanément un grand nombre de décharges avant de mourir, et paraissent être dans le même état de surexcitation qu'ont les grenouilles sous l'action de la noix vomique et qu'on attribue à l'irritation de la moelle épinière.

Une dernière circonstance à étudier et qui a une grande influence sur la fonction électrique des poissons, c'est l'état d'intégrité physique et chimique de la substance de l'organe électrique. En opérant avec certaines précautions, on peut faire coaguler l'albumine d'un des organes sans tuer le poisson. Pour cela on plonge cet organe pendant quelques minutes dans l'eau très-chaude, en tâchant que le reste de l'animal ne touche pas l'eau. Cette opération est accompagnée, comme nous l'avons dit, de quelques décharges vigoureuses. Si on replace alors la torpille dans l'eau de mer, pour l'essayer ensuite après quelques jours, on trouvera que l'organe qui a été dans l'eau chaude et dont l'albumine est en grande partie coagulée, ne donne plus la décharge, tandis qu'on l'obtient de l'autre organe resté intact. Je rappellerai ici qu'une torpille qui avait été soumise à l'opération que nous venons de décrire et qui fut conservée vivante pendant plusieurs jours dans un canal qui communiquait avec la mer, a pu après plusieurs jours donner de nouveau la décharge des deux organes ; on observa alors que l'albumine, d'abord altérée par la chaleur, était retournée à l'état naturel.

Nous espérons avoir donné dans cette leçon une explication suffisamment claire et complète des particularités physiques et physiologiques de la fonction des poissons

électriques en nous fondant sur un seul principe démontré par l'expérience. Ce principe, qui nous paraît fondamental en électro-physiologie, nous aimons à le répéter, consiste dans la polarisation électrique d'une cellule pleine d'albumine et à l'état de vie, qui est l'organe électrique élémentaire de ces animaux, sous l'action transversale d'un courant nerveux qui se propage dans le sens de la ramification des nerfs.

En continuant nos études d'électro-physiologie, nous verrons augmenter l'importance et peut-être la généralité de ce principe, par les analogies intimes que nous découvrirons entre la fonction électrique des poissons et la contraction musculaire.

TROISIÈME LEÇON.

DE L'ÉLECTRICITÉ ANIMALE.

Sous la dénomination d'*électricité animale*, nous comprenons ces phénomènes qui se produisent dans certains tissus de l'organisme et principalement dans les muscles, et qui présentent tous les caractères de l'électricité, telle qu'on l'obtient avec la pile ou avec la machine électrique.

Nous essayerons de faire dans cette leçon l'exposition méthodique des phénomènes d'électricité animale qui satisfont à la définition que nous venons de donner, qu'on peut facilement vérifier avec des expériences rigoureuses, et qui ont un certain caractère de généralité.

Nous nous occuperons donc presque exclusivement de l'électricité propre au tissu musculaire, comme de celle qui a été le mieux démontrée et étudiée.

Toutes les recherches faites depuis vingt ans sur l'électricité animale et qui certainement ont conduit à un perfectionnement notable de cette partie de la physique, ont pour point de départ deux expériences qui étaient restées pendant longtemps sans aucun développement; et

puisque l'ordre que nous nous sommes proposé de suivre dans cette leçon n'en souffrira pas, nous commencerons par décrire ces expériences.

La première de ces expériences fut tentée par Galvani, vers 1780, et ensuite étudiée en divers mémoires par Galvani lui-même, et peu après par M. de Humboldt dans son célèbre livre sur le galvanisme.

Cette expérience démontre qu'une grenouille préparée entre en contraction lorsque la partie tendineuse des gastrocnémiens et ses nerfs lombaires sont mis en contact entre eux ou bien en communication au moyen d'un arc conducteur de l'électricité. Comme les premiers physiciens qui ont étudié la décharge des poissons électriques, Galvani et M. de Humboldt ont démontré que les contractions provenaient du passage de l'électricité dans les nerfs de la grenouille; et pour cela ils se sont assurés que les contractions manquent lorsque la communication entre les nerfs et la surface tendineuse des gastrocnémiens se fait au moyen d'un arc isolant tel qu'une couche, même très-mince, de verre, de mica, etc., tandis qu'on obtient les contractions si l'arc est formé avec un fil métallique, avec du papier mouillé, un morceau de muscle, ou mieux encore, si ces parties sont mises en contact immédiat entre elles.

Il est inutile que nous nous arrêtions aujourd'hui sur la vive discussion qui, dans les premiers temps, s'éleva entre Galvani, qui soutenait que c'était là un fait d'électricité animale, et Volta, qui ne niait pas le fait, mais l'attribuait tantôt au pouvoir électromoteur de l'arc, tantôt au pouvoir électromoteur du tendon ou du muscle et du nerf, considérés comme les deux éléments hétérogènes d'un couple.

Puisque l'expérience de Galvani réussit lorsqu'on se

sert d'un arc métallique homogène, et mieux encore lorsqu'on met la patte et les nerfs en contact immédiat, il faut exclure nécessairement toute intervention d'hétérogénéité de l'arc; et si, en suivant la théorie de la force électromotrice de Volta, on veut recourir pour expliquer cette expérience à l'hétérogénéité des deux tissus de la grenouille, ce qu'il importe pour la cause de Galvani, c'est de démontrer, comme on l'a fait depuis, que l'expérience ne réussit que lorsque ces tissus sont à l'état de vie. En effet, soit qu'on répète l'expérience de Galvani sur des grenouilles préparées depuis quelques heures, soit qu'on opère sur des pattes de lapin ou de pigeon après les avoir promptement écorchées et sur lesquelles on a mis à découvert une portion du nerf crural pour pouvoir le replier ensuite sur les muscles de la patte, dans tous ces cas, qu'on peut varier et qui l'ont été de mille manières, on trouve toujours que les contractions musculaires ainsi réveillées ne durent qu'un certain temps après la préparation. En opérant sur les pattes de pigeon ou de lapin, on voit cesser le phénomène après peu de minutes; et ce n'est qu'avec les muscles des grenouilles qu'il se prolonge plus longtemps. Comme le nerf est nécessaire dans cette expérience, afin que son excitation par le passage de l'électricité soit mise en évidence par la contraction du muscle, on pouvait supposer que la cessation des contractions dans l'expérience de Galvani dépendait de la diminution de l'irritabilité du nerf et non de la qualité électromotrice de ces tissus à l'état de vie. Il est facile de prouver que la cessation des contractions provient de cette double cause. Pour cela on prend une grenouille galvanoscopique (*fig.* 6) et on opère de manière à faire communiquer le nerf et le tendon du gastrocnémien d'une autre grenouille préparée à la

manière ordinaire, par une petite portion du filament nerveux de la grenouille galvanoscopique, en touchant le tendon avec la portion du filament qui est la plus rapprochée de la patte, et le nerf avec la partie supérieure de ce filament. On observe alors les contractions dans chacune des grenouilles; en continuant l'expérience, les contractions cessent en même temps, ou à peu près, dans les deux grenouilles. On peut alors renouveler la grenouille galvanoscopique sans que pour cela ses contractions aient lieu lorsqu'on répète l'expérience sans renouveler la première grenouille.

Le plus souvent il arrive que les contractions de la grenouille galvanoscopique durent plus longtemps que celles de la grenouille électromotrice. On s'explique ce fait en se rappelant que l'excitabilité des nerfs s'éteint d'abord dans les parties les plus rapprochées des centres nerveux, et qu'elle se conserve plus longuement vers les extrémités : il faut donc que la grenouille galvanoscopique continue dans cette expérience à donner les signes du courant pour plus longtemps que l'autre, puisque la portion de son nerf qui est parcourue est aussi celle dont l'excitabilité persiste davantage.

Évidemment le filet nerveux de la grenouille galvanoscopique ne peut intervenir dans l'expérience que nous avons décrite que comme un conducteur de l'électricité et comme un électroscope particulier : l'expérience de Galvani, comme nous l'avons vue et modifiée, nous démontre donc l'existence d'un phénomène d'électricité animale.

Après les progrès que la science de l'électricité a faits depuis cinquante ans, l'expérience de Galvani ne pouvait rester sans recevoir quelque grand développement, et c'est encore un physicien italien, M. Nobili, de Reggio, qui le premier a donné une nouvelle impulsion à la dé-

couverte fondamentale de Galvani. Cet ingénieux physicien, après avoir perfectionné le galvanomètre en y appliquant le système astatique, publia en 1827, c'est-à-dire un demi-siècle environ après la découverte de Galvani, un mémoire sur la comparaison des deux galvanomètres les plus sensibles qu'on possède, la grenouille et le multiplicateur à deux aiguilles. On trouve dans ce mémoire la description de la première expérience d'électricité animale qui ait été tentée avec le galvanomètre. On prépare l'expérience en faisant plonger (*fig.* 11) dans de l'eau légèrement salée et contenue dans deux petits verres, des lames de platine qui sont soudées aux deux extrémités du fil d'un galvanomètre, qui doit être construit avec un grand nombre de tours d'un fil fin et avec un bon système astatique. On commence par mettre en communication les deux liquides au moyen d'un arc conducteur, qui peut être un gros cordon de coton trempé dans le même liquide des verres. En opérant ainsi, pour peu que le galvanomètre soit sensible, il y aura une déviation de l'aiguille, dont il serait impossible de prévoir la durée et la grandeur. On peut éviter en grande partie ces courants des lames de platine en les plongeant d'abord dans une solution de potasse, puis dans une solution d'acide sulfurique, et ensuite en les chauffant et les lavant plusieurs fois avec de l'eau pure. Il faut aussi, au moyen d'une couche de vernis de gomme laque étendue sur chacune des lames de platine, limiter la surface métallique qui doit constamment rester en contact avec le liquide. En prenant ces précautions, le courant des lames de platine est nul ou très-faible, et en tenant le circuit fermé, il ne tarde pas à disparaître. Lorsque l'aiguille est au zéro, on enlève le cordon et on met à sa place une grenouille récemment préparée à la manière ordinaire et disposée de façon que

les pattes plongent dans un des verres et le morceau d'épine dans l'autre. Au même instant, la grenouille se contracte et l'aiguille du galvanomètre dévie ; et suivant la sensibilité de l'instrument et la vigueur de la grenouille, la déviation peut s'élever jusqu'à 30 ou 40 degrés et davantage. C'est là la déviation qu'on obtient avec un galvanomètre très-délicat, à vingt ou à vingt-quatre mille tours, tel que celui dont s'est servi M. du Bois-Reymond ; avec un galvanomètre qui n'a que deux ou trois mille tours, la déviation n'est que de 15 à 20 degrés ; et en employant de l'eau de puits au lieu de la solution saline, la déviation se réduit à 8 ou 10 degrés. Après la première impulsion l'aiguille descend, oscille et s'arrête étant déviée de 1 ou 2 degrés, ou un peu plus, suivant le galvanomètre, dans le sens de la première déviation.

Par cette expérience, Nobili démontra que la cause de la contraction découverte par Galvani en réunissant avec un arc conducteur homogène le tendon de la patte et les nerfs lombaires d'une grenouille récemment préparée, est réellement un courant électrique qui parcourt le circuit du galvanomètre, constamment dirigé de l'extrémité qui touche les nerfs à celle qui touche la surface tendineuse. Nobili démontra également qu'en formant une espèce de pile avec deux ou trois grenouilles préparées de la même manière, c'est-à-dire en mettant les pattes de la première grenouille en contact avec le morceau d'épine de la seconde, et ainsi de suite, la déviation de l'aiguille augmentait avec le nombre des grenouilles ainsi disposées.

On peut facilement prouver que l'affaiblissement rapide du courant électrique de la grenouille, lorsque le circuit a été fermé, dépend des *polarités secondaires* qui se développent sur les lames de platine. En effet, si on enlève la grenouille et si on remet à sa place le cordon

mouillé, on obtient une déviation en sens contraire à celle obtenue avec la grenouille et qui est plus grande que cette dernière si le cordon est meilleur conducteur que la grenouille. Si alors on laisse l'aiguille retourner au zéro et qu'après on remette encore la grenouille, on obtient de nouveau une déviation, qui est un peu plus petite que la première. Il est aujourd'hui bien connu que ces polarités secondaires dépendent de la force électromotrice des produits de l'électrolysation déposés sur les électrodes de platine et qui agissent sur le liquide interposé ; en effet, des lames polarisées et essuyées promptement ou dans le vide ou par la chaleur, ne donnent plus qu'un courant secondaire très-faible, et si elles sont plongées dans le mercure, l'effet est nul, tandis qu'il se produit si on les plonge dans l'eau.

Pour empêcher le développement des polarités secondaires et ensuite l'affaiblissement rapide du courant de la grenouille, on emploie, au lieu de lames de platine, des lames de zinc pur ou amalgamé, et au lieu de la solution de sel marin, on fait usage d'une solution de sulfate de zinc pure et neutre, prise à son *maximum* de conductibilité ; il est inutile de nous arrêter sur cette méthode pour expliquer comment on réussit par son emploi à empêcher la production des polarités secondaires.

Un jeune physicien français, M. Jules Regnauld, a publié le premier la description de cette méthode et a fait usage pour électrodes de lames de zinc distillé ; depuis longtemps nous avions adopté, dans nos recherches d'électrophysiologie, l'usage de lames de zinc amalgamé et d'une solution saline neutre de zinc.

Les résultats de cette substitution sont remarquables : en effet, un seul gastrocnémien de grenouille fait dévier l'aiguille d'un galvanomètre délicat de tout le cadran, et,

ce qui importe encore plus, l'aiguille se fixe déviée de 70 à 80 degrés. Pour nous dispenser de la nécessité de répéter par la suite la description des méthodes expérimentales que l'on doit suivre dans toutes les recherches d'électricité animale, et pour qu'il ne reste aucun doute sur la véritable nature de ces phénomènes, nous parlerons maintenant de ces méthodes.

Il est essentiel, lorsqu'on emploie des lames de platine unies aux extrémités du galvanomètre, de s'assurer que ces lames sont homogènes avant de fermer le circuit dans lequel la grenouille est comprise, et il faut s'en assurer de nouveau toutes les fois qu'on répète une expérience. Dans ce but, on tient constamment les deux lames plongées dans un liquide qui est le même que celui contenu dans les deux capsules en verre où sont plongées les extrémités des grenouilles. Il est par conséquent très-commode d'avoir deux verres (*fig.* 4) dans chacun desquels est fixée la lame de platine du galvanomètre, et une bande épaisse de flanelle dont une extrémité plonge dans le liquide et l'autre est repliée horizontalement hors du verre ; telle est la disposition ingénieuse adoptée premièrement par M. du Bois-Reymond. Si on veut fermer le circuit entre les lames seulement, il suffit de rapprocher les verres assez pour que les deux bandes, qui restent toujours imbibées, se touchent entre elles. Quand l'aiguille est bien fixée au zéro, on éloigne les verres et on introduit la grenouille préparée et étendue sur une lame de *gutta-percha*, de manière que ses extrémités touchent les extrémités libres des bandes ; lorsqu'on a terminé l'expérience, on enlève la grenouille et on met une bande de flanelle imbibée à sa place, ou bien on fait toucher les deux bandes ensemble jusqu'à ce que les polarités secondaires aient cessé.

Comme les lames de platine ou de zinc amalgamé ne

touchent pas les extrémités de la grenouille, le courant électrique ne peut être expliqué avec une force électromotrice qui se développe entre ces extrémités et les lames. On pourrait attribuer la cause du courant à une action chimique inconnue, développée entre le liquide des bandes et les parties animales. Pour faire disparaître entièrement ce doute, nous nous bornerons à remarquer : 1° que les courants sont très-faibles ou tout à fait nuls lorsqu'on opère sur des grenouilles tuées depuis 15 ou 20 heures, ou sur des muscles d'oiseaux et de mammifères pris peu de temps après la mort; 2° que les courants ont toujours la même direction et diffèrent peu d'intensité, quelle que soit la solution, ou acide, ou alcaline, ou saline, qui remplit les verres; 3° que les courants augmentent d'intensité avec le nombre des éléments musculaires disposés en forme de pile, ce qui ne peut produire aucune différence dans les actions qu'on suppose entre les extrémités de la pile animale et le liquide des verres.

Ce n'est pas pour compléter cette démonstration, qui nous paraît déjà suffisante, mais afin de ne pas laisser ignorer une méthode facile pour répéter sans erreurs le plus grand nombre d'expériences d'électricité animale, que nous ajouterons qu'on peut substituer au galvanomètre les nerfs d'une grenouille récemment préparée. En effet, nous avons prouvé dans la première leçon que le nerf d'une grenouille peut indiquer le passage d'une quantité d'électricité extrêmement petite et qui ne dure qu'un intervalle de temps inappréciable, tandis qu'un galvanomètre, même très-sensible, ne fournit aucun indice de ce passage; et que c'est seulement dans le cas d'un courant très-faible mais continu, que le galvanomètre n'est pas inférieur en sensibilité à la grenouille galvanoscopique. Nous avons aussi démontré que lorsque le nerf de la grenouille galva-

noscopique a un peu perdu de son excitabilité primitive, on peut s'en servir pour juger de la direction du courant avec une certaine exactitude. On commence par préparer la grenouille à la manière ordinaire (*fig.* 1), on lui enlève les os et les muscles qui sont sous les nerfs lombaires, et on coupe par le milieu l'articulation du bassin de manière à avoir deux moitiés de grenouille qui ne sont adhérentes entre elles que par les nerfs lombaires. La grenouille ainsi préparée est étendue sur un plan de bois vernis et on fait plonger chacune de ses pattes dans l'eau de deux cavités pratiquées sur ce même plan. Alors on fait communiquer ces deux cavités au moyen d'un cordon trempé dans l'eau et on s'assure ainsi qu'il n'y a dans ce circuit aucun courant, puisque la grenouille ne donne aucun signe de contraction ; il est inutile de répéter ici qu'on obtient les contractions dès qu'on touche avec ce même cordon une des pattes de la grenouille et les nerfs du membre correspondant. Qu'on enlève le cordon et qu'à sa place on mette une pile de trois ou quatre grenouilles (*fig.* 13), et on verra tout de suite les contractions qui, suivant la loi électro-physiologique connue, seront plus vives et dureront davantage dans la moitié de la grenouille dont la patte touche les pattes de la grenouille de la pile et qui a par conséquent son nerf parcouru par le courant *direct*. Il est presque inutile d'ajouter qu'on peut substituer, et avec les mêmes résultats, à la grenouille préparée comme nous venons de le décrire (*fig.* 1), la grenouille galvanoscopique (*fig.* 6).

Il me reste à parler d'une méthode très-utile dans les recherches d'électricité animale, et qui sert à découvrir les différences des forces électromotrices qui peuvent exister dans les divers appareils organiques, indépendamment de leurs différences de conductibilité et de tou-

tes les autres circonstances, excepté celle qu'on veut soumettre à l'examen. Cette méthode, connue et pratiquée depuis longtemps dans toutes les recherches d'électricité voltaïque, consiste à opposer les deux éléments électromoteurs et à fermer le circuit avec le fil d'un galvanomètre : le courant différentiel qui circule indique quel est l'élément électromoteur qui prédomine, et on peut même mesurer les forces électromotrices en choisissant un certain élément électromoteur comme unité. Je vais vous donner un exemple de l'application de cette méthode. Supposons que nous voulons nous assurer de l'affaiblissement de la force électromotrice de la grenouille préparée après la mort. On prend une de ces grenouilles, préparée depuis deux ou trois heures, et on en prépare promptement une autre, qui par conséquent est beaucoup plus vivace que la première. On dispose les deux grenouilles en contact, mais non plus en faisant toucher les nerfs de l'une avec les pattes de l'autre, comme si on voulait faire une pile, mais en faisant au contraire toucher les nerfs de l'une avec ceux de l'autre et laissant les pattes libres, ou *vice versâ*. Alors, en fermant le circuit de ces deux grenouilles avec les lames du galvanomètre, on obtient une déviation de l'aiguille, qui indique la supériorité du pouvoir électromoteur de la grenouille fraîche. Pour mesurer la différence, on détermine pour chacune de ces grenouilles le nombre des *unités électromotrices* qui leur font équilibre. L'unité que M. Jules Regnauld a employée pour mesurer le pouvoir électromoteur des muscles pris sur des animaux différents est un couple thermo-électrique, bismuth et cuivre, dont les soudures sont maintenues à une différence constante de température de 0 degré à 100 degrés.

Après avoir décrit les méthodes expérimentales qu'on

doit suivre dans les recherches d'électricité animale, et avoir ainsi démontré sur la grenouille le pouvoir électromoteur des muscles, il est temps de vous exposer aussi méthodiquement que possible les connaissances nombreuses et variées que nous possédons sur ce sujet. Pour arriver à ce résultat, nous croyons utile de distinguer tous les faits de l'électricité musculaire en deux catégories, savoir :

Courant électrique des muscles entiers;

Courant électrique des muscles dont les fibres sont coupées.

La première catégorie comprend les expériences de Galvani et de Nobili que nous avons déjà décrites. On sait que Galvani voyait dans les muscles et dans les nerfs de la grenouille les deux armatures d'une bouteille de Leyde qui se décharge à travers l'arc conducteur; Nobili, sans embrasser cette hypothèse évidemment fausse, n'avait pas moins admis que le nerf et le muscle sont les deux éléments de l'électromoteur animal. Suivant Nobili, le courant de la grenouille ne dépend pas d'une propriété inhérente à ces tissus à l'état de vie, mais au contraire il se développe après la mort par l'évaporation inégale de ces tissus, qui donne lieu à une différence de température. En un mot, si l'explication de Nobili eût été vraie, l'expérience fondamentale de Galvani n'aurait été qu'un cas singulier de thermo-électricité, et nous ne saurions peut-être pas encore si les muscles vivants possèdent, ou non, un pouvoir électromoteur. C'est la connaissance de ce pouvoir et de ses lois qui, comme nous allons le voir, constitue le plus grand progrès de l'électro-physiologie moderne.

Il n'y a pas d'animal qui se prête mieux que la grenouille à l'étude du courant électrique des muscles entiers.

Pour faire ces expériences, nous emploierons les deux verres (*fig.* 4), après nous être assuré qu'il n'existe pas de courant entre les lames métalliques qui plongent dans ces verres; nous avons déjà dit qu'il faut placer les extrémités de l'électromoteur musculaire sur les deux bandes de flanelle et fermer ainsi le circuit. On peut aussi faire ces expériences en touchant directement avec les lames de platine du galvanomètre les différentes parties du muscle, après s'être assuré de l'homogénéité de ces lames.

Commençons par soumettre à l'expérience une grenouille entière vivante et avec la peau; fermons le circuit en touchant une des bandes de laine (*fig.* 4) avec l'extrémité d'une patte, et l'autre bande avec la partie supérieure de cette patte. Nous obtiendrons avec un galvanomètre délicat une déviation de 3 ou 4 degrés au moins, qui indique un courant que nous appellerons *ascendant*, c'est-à-dire dirigé dans l'animal, comme celui découvert par Nobili, des pieds à la tête. Pour rendre cette déviation plus forte, sans écorcher la grenouille ni la tuer, il suffit de la tenir plongée pendant quelques instants dans une solution légèrement salée ou acidulée : on obtient alors en répétant l'expérience une déviation de 10 à 12 degrés.

Si on écorche la grenouille, ce qu'on peut faire sans tuer l'animal, on obtient une déviation beaucoup plus forte, de 30 à 35 degrés, en touchant les mêmes points du gastrocnémien. Evidemment dans les deux premières expériences la peau servait de conducteur au courant de la grenouille ; en effet, si on enveloppe avec une couche de toile ou de papier mouillé la patte de la grenouille écorchée, on a aussi une déviation bien moins forte que celle que la même grenouille écorchée produisait auparavant.

Je ne vous décrirai pas ici toutes les expériences que j'ai

dû faire pour démontrer que chacun des muscles de la grenouille entière forme un système électromoteur distinct, que les forces électromotrices des divers muscles sont différentes entre elles, et que les filets nerveux, que Galvani et Nobili considéraient comme un des éléments de la pile animale, ne sont réellement que de mauvais conducteurs unis aux muscles et par lesquels le courant des muscles peut circuler. Prenons encore une grenouille entière écorchée ; si nous la touchons avec les extrémités du galvanomètre sur la tête et sur le tendon du gastrocnémien, nous aurons le courant ordinaire ascendant, comme on l'obtient en touchant le même tendon et la surface des muscles du dos et de la cuisse. On peut détacher un gastrocnémien et agir sur ce seul muscle en touchant ses deux extrémités ; on aura un courant dans le même sens, mais qui sera plus fort que ceux déjà obtenus. On arrive ainsi à démontrer rigoureusement que le pouvoir électromoteur d'un gastrocnémien seul surpasse celui de la grenouille entière ; pour cela on coupe une grenouille en deux moitiés, et on détache de l'une de ces deux moitiés le gastrocnémien, qu'on oppose à l'autre moitié de grenouille. On obtient de ces deux éléments opposés un courant différentiel de 15 à 20 degrés dans le sens du gastrocnémien. Si on opère sur la cuisse de la grenouille, en touchant l'extrémité inférieure et le milieu, on a également un courant ascendant, mais qui est bien plus faible que celui du gastrocnémien. On a ainsi de quelques-uns des muscles des membres supérieurs de la grenouille et détachés de l'animal, autant que possible sans les couper, des signes de courants plus faibles, mais constants, et qui sont aussi ascendants ; il paraît qu'il n'y a dans toute la grenouille qu'une petite masse musculaire de l'intérieur de la cuisse qui donne un courant descendant.

Il est difficile de se procurer un muscle entier de grenouille qui ne donne aucun signe de courant, lorsqu'on touche ses extrémités; cependant, comme M. du Bois-Reymond l'a démontré le premier, on réussit à prouver sur un de ces muscles, le *grand adducteur* par exemple, que si l'on touche deux points symétriques également éloignés de ses extrémités, il n'y a pas de courant ou du moins il est très-faible, tandis que le courant devient plus fort si on touche le milieu et l'une ou l'autre des extrémités du même muscle et surtout du côté où le tendon est plus apparent. Dans tous ces cas le courant est dirigé dans le même sens, c'est-à-dire de la surface du milieu du muscle au tendon dans le galvanomètre. On a aussi un courant dans le même sens en touchant un gastrocnémien sur ses deux faces latérales, c'est-à-dire la face tendineuse et celle qui ne l'est pas. Pour augmenter notablement les indications de ces courants, il suffit de mouiller légèrement les muscles avec une solution de sel marin ou de sulfate de soude, ou avec une solution très-légèrement acidulée avec quelques gouttes d'acide sulfurique.

En préparant un gastrocnémien de manière à conserver le nerf sciatique qui se ramifie dans ce muscle, on peut rendre évident le vrai rôle du nerf dans ces expériences : lorsqu'on ferme le circuit en touchant d'une part l'extrémité tendineuse et de l'autre un point quelconque du nerf, de façon que le courant doive parcourir 8 ou 10 millimètres du nerf, la déviation, qui a lieu dans le sens ordinaire, n'est que de 5 à 6 degrés, tandis qu'elle est de 30 ou 40 degrés quand on ferme le circuit avec le gastrocnémien seulement, sans y comprendre le filet nerveux. Nous verrons ensuite d'autres expériences qui prouvent avec plus de précision encore que le nerf adhérent à un muscle, quel que soit ce muscle et la manière

dont il est préparé, n'intervient jamais que comme un fil très-mauvais conducteur uni au muscle.

Bien que les expériences principales sur le courant électrique des muscles entiers aient été faites en grande partie sur les grenouilles et que les indications de ce courant obtenues sur d'autres animaux soient comparativement plus faibles, ce qui pendant longtemps avait fait croire que la grenouille seule était capable de produire ou de manifester l'électricité des muscles entiers, il est aujourd'hui hors de doute que le même courant existe dans les muscles entiers des autres animaux. Humboldt, Aldini et d'autres physiciens avaient déjà répété l'expérience fondamentale de Galvani, en opérant rapidement sur des pattes de lapin ou de poulet auxquelles on avait laissé une portion de nerf crural. On fait facilement l'expérience en préparant rapidement deux de ces pattes, auxquelles on a enlevé la peau et mis à découvert le nerf crural : on dispose les deux pattes sur un plan isolant, de façon que le nerf de l'une touche l'extrémité tendineuse de l'autre. De cette manière, on peut replier le nerf de la seconde patte sur le tendon de la première, et c'est au moment du contact qu'ont lieu les contractions.

M. du Bois-Reymond, en faisant usage du procédé que j'ai déjà décrit, a été le premier à appliquer les extrémités du galvanomètre (*fig.* 4) sur les muscles entiers de lapin, de pigeon ou d'autres oiseaux. M. Cima aussi a fait une série de recherches diligentes sur l'électricité des muscles entiers de divers animaux. Les courants qu'on a obtenus sont généralement beaucoup plus faibles que ceux qu'on a avec les muscles de la grenouille. Il est important de noter qu'avec quelques-uns de ces muscles, et toujours en touchant avec les lames du galvanomètre leurs extrémités, les courants ne sont plus, comme pour les muscles de la

grenouille, tous ascendants ou dirigés dans l'animal des extrémités à la tête : dans quelques cas le courant est opposé ou descendant, comme l'a trouvé M. du Bois-Reymond, dans la cuisse du pigeon.

Nous ne devons pas nous arrêter ici sur la cause de ces anomalies de la direction du courant obtenu sur les muscles entiers de différents animaux. On ne doit attacher aucune importance théorique à la dénomination de courant *ascendant* ou *descendant*, que nous n'avons employée que pour représenter en peu de mots la direction de ces courants. Lorsqu'un jour nous serons arrivé à connaître la vraie structure de l'électromoteur musculaire et que nous en posséderons la théorie, ces anomalies seront expliquées et ne seront plus que les conséquences naturelles de la théorie même. Pour le moment, nous devons nous borner à réunir sous la formule la plus générale possible et telle qu'elle résulte de l'expérience, la condition qui se vérifie constamment lorsqu'on a le courant électrique d'un muscle entier. Voici cette formule : « Quel que soit le muscle entier sur lequel on opère et l'animal auquel ce muscle appartient, on trouve qu'un arc conducteur et homogène établi entre l'extrémité tendineuse et la surface de la région moyenne du muscle, ou l'autre extrémité apparemment moins tendineuse, est parcouru par un courant dirigé constamment de la surface du muscle à l'extrémité tendineuse ; ce courant diminue d'intensité à mesure que les extrémités du galvanomètre se rapprochent également des extrémités du muscle. »

Jusqu'ici nous avons opéré sur un élément musculaire seul ; et en effet le courant du gastrocnémien et des autres muscles de la grenouille est assez fort et persistant pour qu'il ne soit pas nécessaire, avec les galvanomètres délicats que nous possédons maintenant, d'en augmenter l'inten-

sité par la réunion en forme de pile des éléments musculaires. Nous avons déjà vu qu'on pouvait avec ces piles se passer d'un galvanomètre très-délicat, et ne faire usage que d'eau pure dans les verres où plongent les extrémités de la pile musculaire : c'est par là que cette pile a fourni la preuve la plus incontestable de l'existence du pouvoir électromoteur propre du muscle vivant. Nous savons que pour former une de ces piles ou avec des grenouilles entières (*fig.* 12) ou avec des gastrocnémiens seuls (*fig.* 13), on place un élément en contact de l'autre, de manière que la surface musculaire touche le tendon de l'élément successif, et ainsi de suite. Par cette disposition, on voit les déviations augmenter avec le nombre des éléments. C'est ainsi qu'avec une pile de 8 ou 10 gastrocnémiens on a une déviation de 30 à 40 degrés, même avec un galvanomètre de 1,500 à 2,000 tours. Cette pile de gastrocnémiens donne un courant capable de décomposer l'iodure de potassium. Pour cela les deux fils de platine qui communiquent avec les deux extrémités de cette pile touchent un papier trempé dans une solution d'amidon et d'iodure de potassium ; on voit alors se former en contact du fil qui touche la surface du muscle, une tache noire qui est due à l'iode séparé par le courant sur l'électrode positif.

Nous ajouterons encore, avant d'abandonner le sujet du pouvoir électromoteur des muscles entiers, quelques remarques sur l'expérience fondamentale de Galvani. Évidemment la contraction qu'on obtient lorsqu'on replie les nerfs lombaires d'une grenouille préparée en contact de la patte ou de la portion tendineuse du gastrocnémien, est due au courant que nous avons déjà étudié et qui circule par les nerfs, comme par un arc conducteur quelconque. Ce courant étant dirigé dans les nerfs en sens contraire à la ramification, c'est-à-dire comme le courant

qu'on a appelé *inverse* dans la première leçon, on aurait dû trouver la contraction plus fréquente et plus persistante au moment où l'on ouvre le circuit; que lorsqu'on le ferme. Néanmoins, en répétant l'expérience de Galvani un grand nombre de fois, on est presque sûr d'obtenir la contraction à l'instant où le nerf lombaire et la patte se touchent, tandis qu'il est rare de voir la grenouille se contracter lorsqu'on fait cesser ce contact. Pour nous expliquer ce résultat, qui paraît contraire à la loi établie sur l'action physiologique du courant, il faut se rappeler que les effets électro-physiologiques qui dépendent de la direction du courant dans le nerf ne commencent à se manifester que lorsque l'excitabilité du nerf est un peu affaiblie, et que le courant inverse doit parcourir le nerf pendant un certain temps pour qu'on obtienne la contraction à l'ouverture du circuit. Or ce n'est pas dans ces conditions qu'on opère dans l'expérience de Galvani : en effet, on emploie généralement la grenouille lorsqu'elle est encore très-vivace et on ne tient le circuit fermé que pour un tres-court intervalle de temps. En voulant donc obtenir la contraction dans l'expérience de Galvani au moment de l'interruption, il faut, comme M. Cima l'a démontré, se servir de la grenouille galvanoscopique soutenue par l'articulation de la cuisse au moyen d'un corps isolant, et faire plonger en même temps l'extrémité du nerf et celle de la patte dans une solution de sel marin ou d'un liquide conducteur quelconque. Si l'on répète plusieurs fois de suite cette expérience, en tenant chaque fois le circuit fermé pendant quelques secondes, on obtiendra les contractions de la grenouille en fermant et en ouvrant le circuit, et dans ce second cas les contractions persisteront plus longuement.

Nous comprenons maintenant pourquoi on ne peut

faire usage de la grenouille galvanoscopique pour découvrir l'existence d'une source électromotrice sans l'isoler du sol et de la main de l'observateur. En effet, en tenant la patte entre les doigts, tandis qu'on met le nerf en contact avec un corps conducteur, on obtient la contraction due au courant du gastrocnémien, qui circule à travers le nerf, le conducteur, le sol et le corps de l'observateur. Pour éviter cette cause d'erreurs, qu'on rencontre dans toutes les expériences d'Aldini et d'autres observateurs, qui plongeaient le nerf d'une grenouille préparée dans le cerveau ou dans les muscles d'un animal vivant pour en découvrir l'état électrique, il est essentiel de soutenir la patte, soit avec un tube de verre (*fig.* 6), soit avec une lame de gutta-percha, et de comprendre le seul filet nerveux dans le circuit qu'on veut essayer.

Passons maintenant au courant électrique des muscles dont les fibres sont coupées. Parmi toutes les expériences d'électricité musculaire, la plus facile à réussir et celle dont les résultats sont les plus nets et les plus constants, est l'expérience qu'on fait sur un morceau de muscle dont les fibres sont coupées en travers, quel que soit ce muscle et l'animal auquel il appartient. Ordinairement on prépare un de ces électromoteurs musculaires en prenant une cuisse de grenouille, qui, comme nous l'avons vu, ne donne pas de courant ou en donne un très-faible et ascendant entre ces extrémités, et en coupant cette cuisse par le milieu : chacune de ces moitiés forme un élément électromoteur, dont le courant électrique circule dans un arc conducteur homogène qui touche avec ses extrémités, d'un côté la surface du muscle et de l'autre l'intérieur ou la section du muscle ; ce courant est constamment dirigé dans le galvanomètre de la surface du muscle à l'intérieur. En faisant usage d'un galvanomètre très-déli-

cat et de l'appareil déjà décrit (*fig.* 4), on peut répéter cette expérience avec les mêmes résultats sur un tout petit morceau de muscle coupé sur un animal quelconque. En disposant avec les précautions que déjà nous avons indiquées un certain nombre de demi-cuisses de grenouille en pile (*fig.* 15), on obtient un courant qui augmente avec le nombre des éléments, qui décompose la solution d'iodure de potassium et qui donne des signes de tension avec un condensateur délicat. Il est presque inutile d'ajouter qu'avec un seul élément, et mieux encore avec une pile de 5 à 6 éléments, on a la preuve du courant et de sa direction en fermant le circuit avec le nerf de la grenouille galvanoscopique ou avec la grenouille préparée et partagée en deux, en faisant communiquer chacune de ses pattes avec les extrémités de la pile musculaire. Au moment où on ferme le circuit, on obtient la contraction dans le membre qui communique avec l'intérieur du muscle, et quand on l'ouvre, c'est l'autre membre qui se contracte, ce qui signifie, comme nous le savons déjà, que le courant de la pile musculaire traverse la grenouille galvanoscopique de la surface à l'intérieur du muscle. Pour prouver l'existence du courant, que désormais nous appellerons *musculaire*, sur un morceau de muscle d'un animal quelconque vivant, il suffit d'avoir une grenouille galvanoscopique, qu'on soutient avec le tube de verre ou avec la lame de gutta-percha ; on coupe ce muscle et on applique le nerf de la grenouille galvanoscopique sur la blessure. Nous verrons toujours les contractions de la grenouille toutes les fois que le nerf sera mis en contact par deux points distincts avec la surface du muscle et avec l'intérieur de la blessure.

On peut aussi préparer facilement une pile musculaire avec des animaux vivants. On prend cinq ou six gre-

nouilles et à chacune d'elles on coupe une cuisse par le milieu, tandis que l'autre cuisse est écorchée et séparée de la patte par la désarticulation du genou. Pour former une pile avec ces grenouilles, il suffit de mettre en contact la surface produite par la section d'une cuisse avec la surface de la cuisse entière de l'autre grenouille : il est nécessaire de fixer les grenouilles avec de grosses épingles sur un plan isolant, pour que les éléments restent en contact. J'ai aussi répété cette expérience sur des pigeons et sur des lapins vivants. Je rappellerai encore une autre pile musculaire qu'on peut former avec un certain nombre de morceaux d'anguille écorchée (*fig.* 16). Si on prend un de ces morceaux et si on le place entre les deux verres (*fig.* 4) dans lesquels sont plongées les lames du galvanomètre, il y a deux positions dans lesquelles on n'a aucun signe de courant, et deux dans lesquelles on l'obtient dirigé dans le galvanomètre de la surface à l'intérieur du muscle. En touchant en même temps ou les deux sections intérieures ou les deux surfaces, il n'y a pas de courant, tandis qu'on l'obtient dès qu'on touche la surface et l'intérieur du muscle. On peut disposer en pile plusieurs de ces éléments, et suivant qu'avec les extrémités du galvanomètre on touche l'intérieur du dernier élément et la surface du premier, ou *vice versâ*, on a des courants qui sont dirigés en sens contraire, comme cela doit arriver, le courant musculaire étant toujours dirigé dans le galvanomètre de la surface à l'intérieur du muscle pour chaque élément. On fait ces mêmes expériences sur les cuisses de grenouilles et sur les muscles des lapins et des chiens ou sur de petits cubes coupés sur une masse musculaire et qui présentent une section intérieure et la surface.

Dans tous ces cas, le muscle est coupé transversalement

à ses fibres ; en admettant que la structure du muscle consiste en un faisceau de fibres cylindriques, il s'ensuivrait que ce que nous avons appelé l'intérieur du muscle serait la *section transversale* du muscle lui-même, comme M. du Bois-Reymond l'a nommé le premier. Il s'ensuivrait encore, en admettant que ces fibres soient très-minces, la presque impossibilité d'avoir une section interne longitudinale : il faut néanmoins remarquer que lorsqu'on essaye de l'obtenir en coupant délicatement certains faisceaux musculaires très-longs, comme ceux qui se trouvent adhérents à l'épine dorsale du lapin, le courant est toujours dirigé dans le galvanomètre de la surface du muscle à la section interne longitudinale.

Pour terminer ce qui concerne le courant électrique des muscles coupés, je dois ajouter encore que M. du Bois-Reymond est arrivé le premier à obtenir des signes distincts, quoique très-faibles, de courant, en appliquant l'extrémité de son galvanomètre sur deux points appartenant à la même section transversale d'un muscle. Cette recherche doit être faite sur les muscles de la cuisse du lapin, qui sont assez gros pour que les deux lames du galvanomètre soient à une certaine distance l'une de l'autre. En tenant une des lames sur le centre de la section transversale et l'autre sur un point de la même section plus rapproché du bord, on a un courant qui a la même direction dans le galvanomètre comme si la seconde lame touchait la surface du muscle.

De tous les faits que nous avons exposés jusqu'ici, nous pouvons déduire les conclusions suivantes :

« 1° Un arc conducteur homogène établi entre l'extrémité tendineuse d'un muscle quelconque entier vivant ou enlevé sur un animal tué récemment et la surface de ce muscle, est parcouru par un courant con-

stamment dirigé de la surface du muscle au tendon ;

« 2° Le même arc établi entre un point quelconque de la surface du muscle et l'intérieur ou la section transversale de ce muscle, est aussi parcouru par un courant constamment dirigé de la surface du muscle à l'intérieur : on peut démontrer l'existence de cette propriété sur un tout petit morceau de fibre musculaire, ce qui fait supposer que l'élément musculaire est aussi l'élément électromoteur. »

En admettant que les extrémités des fibres musculaire soient en communication immédiate avec les fibres du tendon, comme il paraît résulter des observations anatomiques, on pourrait considérer le tendon comme la section *naturelle transversale* du muscle. C'est ainsi que M. du Bois-Reymond considère le tendon, ce qui fait que les deux conclusions précédentes pourraient se réduire, comme l'a fait M. du Bois-Reymond à une seule plus générale ; c'est dire que *chaque point de la section longitudinale naturelle ou artificielle d'un muscle est positif par rapport à la section transversale, naturelle ou artificielle.* On sait que par section naturelle longitudinale, M. du Bois-Reymond entend ce que nous avons appelé la surface du muscle ; quant à la section longitudinale artificielle, nous avons déjà dit qu'il était difficile de l'obtenir par une section parallèle aux fibres et que lorsqu'on croit l'avoir obtenue ou s'en être rapproché, on trouve que son état électrique ne diffère pas de celui de la section transversale ou de l'intérieur du muscle.

Nous devons maintenant nous occuper des relations qui existent entre ces phénomènes d'électricité musculaire et les conditions physiques et physiologiques du muscle. Ces relations, qu'on pourrait appeler les lois du courant musculaire, peuvent ainsi être distinguées en

physiques et en physiologiques. Nous croyons remplir plus convenablement cette tâche, en exposant ces lois sous la forme de propositions.

Ire Proposition. — *Le pouvoir électromoteur du muscle est indépendant de la grosseur du muscle ou de la grandeur de sa section transversale.*

On démontre cette proposition en préparant plusieurs demi-cuisses d'une égale longueur et en s'assurant avec la méthode différentielle que leurs courants sont égaux ou diffèrent très-peu pour chacun de ces éléments. Pour cela, on place un élément contre l'autre en faisant toucher ensemble ou les deux sections internes ou les surfaces ; on peut aussi former deux piles (*fig.* 17) et les opposer l'une à l'autre. Si on opère avec des muscles pris sur des grenouilles également vivaces, on ne trouve que des courants différentiels très-petits. Après cela, on place sur une lame de gutta-percha quatre ou cinq de ces éléments entassés les uns sur les autres et disposés dans le même sens (*fig.* 18), et un autre élément seul semblable est placé en contact du monceau de muscles, de manière que les sections transversales se touchent et que les extrémités des cuisses soient tournées en dehors vers les lames du galvanomètre, ou *vice versâ*. On ferme le circuit entre les deux verres (*fig.* 4), et le courant différentiel est nul ou de 1 à 2 degrés seulement et dû indifféremment, tantôt à l'élément seul, tantôt aux éléments réunis.

Cette proposition est, comme on sait, identique à celle qui a été établie pour les piles thermo-électriques et hydro-électriques. Si on cherche à vérifier ce fait sur des demi-cuisses d'égale longueur, mais prises sur des grenouilles qui diffèrent beaucoup de grosseur entre elles, on arrive en général à la même conclusion. Dans quelques

cas, j'ai comparé des éléments musculaires dont les poids étaient entre eux comme 1 : 5 ou 1 : 6. Le courant différentiel qu'on a trouvé a le plus souvent été nul. Il est cependant vrai que dans le petit nombre de cas où on a obtenu un faible courant différentiel, celui-ci était toujours dans le sens du muscle le plus gros ; mais il est naturel d'attribuer ce résultat au pouvoir électromoteur différent qu'ont les muscles suivant leurs divers degrés de nutrition, comme nous le verrons ensuite.

IIe Proposition. — *Le pouvoir électromoteur musculaire varie avec la longueur du muscle.*

Pour démontrer cette proposition, on emploie aussi la méthode différentielle.

Prenons pour cela deux demi-cuisses de la même grenouille et, en les opposant l'une à l'autre, assurons-nous d'avance que leur pouvoir électromoteur est égal. Par une coupe faite suivant une section transversale parallèle à la première, on réduit un de ces éléments à la moitié ou au tiers de sa longueur, et on répète l'expérience ; on trouve alors un courant différentiel dans le sens du muscle le plus long.

On peut aussi faire la même expérience sur des gastrocnémiens de grenouille et avec le même résultat; il faut noter seulement qu'il est plus difficile qu'avec les demi-cuisses de trouver deux gastrocnémiens qui aient la même force électromotrice. Quand on les a trouvés, on les coupe transversalement du côté du tendon, mais de manière à avoir deux éléments d'une longueur très-inégale ; alors, si on les oppose l'un à l'autre, on aura un courant différentiel dans le sens du gastrocnémien le plus long. On peut encore faire la même expérience sur une grenouille préparée à la manière ordinaire et à laquelle on

a coupé les deux cuisses vers le milieu ; en fermant le circuit entre les deux sections transversales de cette grenouille, le courant différentiel sera nul. Si on répète alors l'expérience, après avoir par une nouvelle section réduit de moitié la longueur d'une des demi-cuisses, on aura un courant différentiel dans le sens de la plus longue.

Cette proposition embrasse le cas du courant différentiel qu'on obtient constamment en mettant en circuit (*fig.* 19) des gastrocnémiens réunis à la moitié inférieure de la cuisse, soit qu'on conserve le tendon de ces muscles, soit qu'on le coupe pour avoir une section transversale. Le courant différentiel est dans le sens du gastrocnémien ou de la demi-cuisse, suivant que l'un ou l'autre de ces muscles est le plus long. On arrive aux mêmes résultats en opérant convenablement sur des muscles de lapin ou de pigeon.

Pour rendre ces expériences plus faciles et sûres à répéter, nous indiquerons deux précautions dont on comprendra le but immédiatement. Si les deux éléments comparés au commencement donnent un léger courant différentiel, on doit raccourcir l'élément qui produit ce courant; pour se placer dans des circonstances égales, il faut toujours renouveler la section sur les deux éléments avant de les mettre de nouveau en contact, avec la différence que sur un des muscles on n'enlève qu'une couche très-mince, tandis que l'autre est réduit à un tiers ou à la moitié.

Nous ajouterons qu'on peut démontrer cette proposition en répétant les expériences sur les muscles du dos du lapin, le grand dorsal et le long du dos. Pour cela on enlève rapidement sur un lapin vivant une bande de ces muscles, en faisant une section parallèle à leur surface. Sur cette bande, longue de 100 à 120 milli-

mètres, on voit distinctement les fibres musculaires en grande partie parallèles à la longueur, et qui s'attachent à la surface tendineuse et se replient ensuite un peu obliquement par rapport à cette surface. Sur une bande musculaire ainsi préparée, on croirait voir distinctement les trois sections de M. du Bois-Reymond, c'est-à-dire la section transversale naturelle, la transversale artificielle et la section longitudinale. En réalité, comme je l'ai déjà noté, il est difficile d'affirmer si cette dernière section est vraiment naturelle ou artificielle; lorsqu'on étudie l'état électrique de ces trois sections, on trouve que la section longitudinale se comporte comme l'intérieur du muscle par rapport à la section transversale naturelle, et comme la surface du muscle par rapport à la section transversale artificielle.

Pour faire l'expérience relative à la différente longueur des muscles, on place en contact de l'intérieur et de la surface tendineuse de la bande musculaire du dos du lapin les extrémités du galvanomètre, qu'on tient éloignées l'une de l'autre, tantôt de 20 à 25 millimètres, tantôt de 85 à 90. Dans le premier cas, le courant est de 18 à 20 degrés, et dans le deuxième cas de 80 à 90 degrés. Cette expérience a été répétée plusieurs fois et toujours avec le même résultat.

Nous devons ici faire remarquer l'analogie qui existe entre ce résultat et celui qu'on a obtenu sur le gymnote ou sur la torpille, suivant que le morceau de l'organe électrique avec lequel on a la décharge est plus ou moins long.

Nous ajouterons enfin que cette proposition explique le résultat obtenu par M. du Bois-Reymond et que nous avons déjà rapporté, de la différence de l'état électrique des divers points de la section transversale artificielle d'un muscle. En effet, il semble naturel que les points de cette

section qui sont les plus rapprochés du centre correspondent à des fibres musculaires plus longues, et que les points rapprochés du bord de cette même section correspondent à des fibres plus courtes.

Passons maintenant aux lois physiologiques du courant musculaire, que nous continuerons à exposer sous forme de propositions :

Ire PROPOSITION. *La force électromotrice du muscle pris sur un animal vivant ou récemment tué est plus grande chez les mammifères et les oiseaux que chez les poissons et les batraciens. Cette force, qui décroît rapidement dans les premiers instants qui suivent la mort, persiste davantage dans les muscles des poissons et des batraciens que dans ceux des animaux supérieurs.*

Les expériences qui servent à prouver cette proposition ne laissent aucune incertitude. On prépare rapidement sur les muscles de la poitrine ou de la cuisse d'un lapin ou d'un pigeon écorché un élément musculaire, et cela en coupant un de ces muscles en travers; en même temps on prépare une moitié de cuisse de grenouille, qui doit être de la même longueur que le muscle coupé de la cuisse de lapin ou de pigeon. On met en contact les sections transversales des deux muscles, qu'on pose sur la lame de gutta-percha, et on ferme le circuit entre les deux verres (*fig.* 4) en touchant deux points de la surface de ces cuisses également éloignés de la surface de contact des deux sections internes; on obtient alors un courant différentiel qui est dans le sens des muscles de lapin et qui au commencement est de 15 à 20 degrés avec le galvanomètre le plus sensible. On a un résultat semblable avec les muscles de la cuisse ou de la poitrine de pigeon et d'autres oiseaux. Cette expérience peut être variée en prenant d'autres muscles de

lapin et de pigeon, et le résultat sera le même si la préparation est faite le plus rapidement possible.

En laissant en contact les deux éléments opposés que nous avons décrits, et en renouvelant l'expérience après 25 ou 30 minutes, on n'a plus aucune déviation, ou bien on en obtient une en sens contraire. Après une heure ou davantage, le résultat n'est plus douteux et le courant de la demi-cuisse de grenouille est celui qui prédomine. Cette prévalence, qui continue à augmenter pendant un certain temps, se montre plus vite et est plus grande en comparant des muscles de grenouille à des muscles de pigeon, que si l'on compare des muscles de grenouille à ceux de lapin.

On peut répéter les mêmes expériences sur des piles d'éléments musculaires préparés rapidement sur des animaux vivants ou bien en réunissant des animaux vivants sur lesquels les muscles sont coupés. M. J. Regnauld est arrivé aux mêmes conclusions en opérant sur le muscle de la patte du lapin et sur la demi-cuisse de grenouille.

Nous terminerons en faisant remarquer une circonstance qui mériterait d'être étudiée et qui se présente constamment dans ces expériences : c'est que le décroissement de la force électromotrice des muscles du lapin et du pigeon après la mort se manifeste plus promptement si on laisse les deux sections internes des deux éléments opposés en contact, que lorsqu'on défait après l'expérience la pile et qu'on remet de nouveau les éléments en contact après un certain temps. Dans le premier cas, l'intérieur du muscle n'a pas le contact de l'air, tandis que dans le second cas ce contact a lieu.

IIe PROPOSITION. *Le nerf n'exerce directement aucune influence sur la force électromotrice du muscle.*

Nous avons déjà décrit les principales expériences qui démontrent cette proposition. En effet ces expériences ont prouvé que le sens du courant musculaire ne change pas par la présence du nerf adhérent au muscle. Voici d'autres expériences encore plus concluantes. On prépare la moitié inférieure de la cuisse d'une grenouille, en y laissant adhérent le nerf crural de la partie supérieure de la cuisse (*fig.* 20). Si on met ces éléments en circuit, en touchant le nerf et la surface du muscle, le courant, dirigé dans le galvanomètre de la surface à l'intérieur du muscle, parcourt le nerf dans le sens de sa ramification. Si au contraire on prépare la moitié supérieure de la cuisse en laissant adhérents les nerfs lombaires, et si on ferme le circuit en touchant d'un côté (*fig.* 21) les nerfs, de l'autre l'intérieur du muscle, le courant, constamment dirigé de la surface du muscle à l'intérieur dans le galvanomètre, parcourt les nerfs en sens contraire à leur ramification. En mettant les nerfs sur la surface du muscle (*fig.* 22) et en touchant avec les lames du galvanomètre le nerf et la surface du muscle, le courant parcourt alors les nerfs dans le sens de la ramification. La direction du courant est donc indépendante de la présence du nerf; et la seule différence que le nerf introduit, c'est la diminution du courant musculaire à cause de sa mauvaise conductibilité.

On pourrait comprendre sous cette proposition le fait de la non-influence exercée sur la force électromotrice du muscle par l'acide prussique et par les poisons narcotiques. Avouons néanmoins que ce sujet exigerait de nou-

velles expériences, et que surtout il serait important d'étudier les muscles pris sur des animaux tués avec le *curare*.

J'ai fait sur des grenouilles empoisonnées avec la strychnine une expérience qui mérite d'être citée dans cette occasion. Au lieu de laisser à elles-mêmes les grenouilles ainsi empoisonnées, on les oblige avant de les tuer à se contracter par des irritations plusieurs fois renouvelées. En opposant une pile formée avec les muscles de ces grenouilles à une pile d'autres grenouilles semblables, mais qui n'ont pas subi ce traitement, on trouve que celles-ci ont un pouvoir électromoteur plus fort que celui des muscles qui ont été en contraction. Cette différence, vérifiée plusieurs fois, est accompagnée d'une différence bien marquée et constante dans l'état physique de la fibre musculaire ; les muscles qui ont éprouvé des contractions violentes et renouvelées sont beaucoup moins rouges que les muscles des grenouilles prises à l'état naturel.

IIIe Proposition. *Toutes les actions qui modifient la contractilité musculaire agissent également sur la force électromotrice du muscle.*

Nous passerons rapidement en revue les circonstances diverses auxquelles on fait allusion dans cette proposition, en ayant bien soin de ne tenir compte que des faits bien établis.

Commençons par l'action de la chaleur : on prépare quelques éléments musculaires, tels que des demi-cuisses ou des gastrocnémiens de grenouille et on les met dans un tube de verre entouré d'un mélange réfrigérant de glace et de sel marin. Ces éléments, enlevés du tube après 1 ou 2 minutes et comparés par la méthode différentielle à d'autres muscles préparés en même temps, mais tenus à la température ordinaire, montrent qu'ils ont beau-

coup perdu de leur force électromotrice. Si on les laisse pendant 6 à 10 minutes à cette température, qui est de 2 ou 3 degrés au-dessous de zéro, la force électromotrice est éteinte ou presque éteinte. J'ai laissé ces muscles ainsi refroidis au soleil assez longtemps pour qu'ils reprissent leur apparence première; essayés de nouveau, la force électromotrice reparaît, mais à un très-faible degré. Si ce refroidissement a été prolongé quelques minutes de plus, de 20 à 30 minutes, la force électromotrice est éteinte pour toujours, bien qu'on ait par le réchauffement rendu à ces muscles la conductibilité et l'apparence de toutes leurs propriétés physiques. Les muscles des grenouilles entières vivantes ou préparées éprouvent par le refroidissement les mêmes effets. Quelle que soit la manière d'agir du refroidissement, c'est-à-dire qu'il soit plus ou moins intense ou entretenu pendant plus ou moins de temps, l'effet a toujours été de diminuer ou de détruire la force électromotrice des muscles : il paraît que M. du Bois-Reymond a obtenu dans quelques cas, sur des muscles soumis au refroidissement, des signes très-faibles et passagers d'un courant électrique en sens contraire au courant ordinaire, qui a été attribué par lui au pouvoir électromoteur du tissu qui enveloppe le muscle.

Un effet peu différent de celui qu'on obtient par le refroidissement est produit par la chaleur de 30 à 40 degrés centigrades. Il suffit de tenir, même pendant peu de secondes, la moitié d'une cuisse ou un gastrocnémien sur la flamme de l'alcool ou sur des charbons allumés, pour diminuer notablement ou détruire la force électromotrice. Cette influence de la température, suivant laquelle varient aussi les fonctions de la respiration et de la nutrition pour les grenouilles qui sont tenues dans leurs conditions naturelles, nous explique pourquoi la force élec-

tromotrice des muscles de ces animaux est généralement plus faible dans le fort de l'hiver et augmente dans le printemps et dans l'automne.

Il était important de rechercher si les gaz qui n'agissent pas comme poison, mais qui ne sont pas respirables, au milieu desquels on tient pendant un certain temps les gastrocnémiens ou les demi-cuisses de grenouille, influent sur la force électromotrice. Dans le vide, dans l'air, dans l'oxygène, dans l'acide carbonique, les piles formées avec des demi-cuisses ou avec des gastrocnémiens de grenouille produisent des courants électriques qui ont à peu près la même intensité et la même durée. Dans le gaz hydrogène seulement, il se passe un phénomène de la même nature que celui de la pile à gaz et qu'on aurait tort d'attribuer à une action particulière de ce gaz sur les muscles : le courant musculaire, après avoir diminué pendant les premiers instants qui suivent la fermeture du circuit, comme dans tous les autres gaz, augmente ensuite jusqu'à un certain degré et se maintient ainsi pendant quelque temps. Pour s'assurer de quelle manière ce gaz agit, au lieu de tenir les piles musculaires sous un récipient plein de gaz hydrogène, il suffit d'avoir une des lames de platine, celle qui plonge avec le dernier élément de la pile formée de l'intérieur du muscle, renfermée dans un tube de verre renversé sur le liquide et plein de gaz hydrogène; on verra que l'effet est le même que si la pile musculaire était en contact du gaz hydrogène (1). Si ce tube est tenu à l'autre extrémité de la pile, c'est-à-dire en contact avec la surface du muscle, le courant musculaire

(1) C'est par erreur que dans mon mémoire inséré dans les *Philosophical transactions*, 2e partie de 1845, p. 289, on lit surface du muscle au lieu de l'intérieur et *vice versâ*.

ne fait que décroître plus rapidement qu'à l'ordinaire, lorsque le circuit est fermé.

Avec les connaissances que nous avons aujourd'hui sur la respiration musculaire, on aurait dû trouver que l'acide carbonique, le vide, l'azote, diminuent la force électromotrice des muscles : probablement l'influence de ces gaz sur la nutrition des muscles des batraciens est lente et exige beaucoup de temps pour être appréciable par ses effets sur l'électricité musculaire.

Le gaz nitreux et l'acide hydrosulfurique se comportent bien différemment. La force électromotrice des muscles des grenouilles tuées dans ces deux gaz est diminuée d'une manière remarquable.

On peut donc affirmer que toutes les actions qui contrarient la respiration des grenouilles et des animaux en général diminuent aussi la force électromotrice de leurs muscles : on voit manifestement cet effet sur les muscles de grenouilles exposées à l'air, après les avoir écorchées ou laissées pendant quelques heures et jusqu'à ce qu'elles soient presque mortes, dans une petite quantité d'eau à une température élevée, ou dans l'eau privée d'air par l'ébullition.

Nous parlerons enfin des effets des divers liquides dans lesquels on plonge les demi-cuisses de grenouilles ou les muscles d'autres animaux. Dans l'eau, dans une solution très-allongée d'acide sulfurique ou de potasse, dans l'eau de chaux, dans la solution de sel marin, les muscles plongés pour l'espace de dix ou quinze minutes seulement, ont leur pouvoir électromoteur notablement affaibli. Pour vérifier ce résultat, on fait l'expérience en mettant une demi-cuisse de grenouille dans le liquide, laissant l'autre moitié à l'air et cherchant ensuite le courant différentiel des deux éléments opposés.

A ce propos nous devons faire remarquer que l'influence exercée par le contact des différents liquides nommés sur le courant des gastrocnémiens, et peut-être sur le courant de tous les muscles entiers, n'est pas la même que celle qu'on a trouvée sur les muscles coupés. Il est facile de s'assurer que le courant électrique d'un gastrocnémien est grandement augmenté par la simple immersion du muscle dans l'eau salée ou dans les solutions très-allongées, acides ou alcalines. Comme cet effet ne persiste pas si l'immersion se prolonge, car alors l'affaiblissement a lieu comme avec la demi-cuisse et les autres muscles coupés, on pourrait attribuer ce résultat à l'action qu'ont ces liquides d'augmenter la conductibilité du tendon : mais puisqu'on obtient un courant différentiel, qui est très-marqué, dans le sens des gastrocnémiens qui ont été plongés pendant quelques minutes dans les liquides dont nous avons parlé et qu'on compare avec des muscles semblables laissés à l'état naturel, il faut admettre que l'effet de ce liquide n'est pas seulement celui d'augmenter la conductibilité de la substance musculaire.

On doit en dire autant de l'influence, semblable à celle des liquides acides et salins pour accroître la force électromotrice des gastrocnémiens, que M. du Bois-Reymond a trouvée dans l'alcool, dans l'éther, dans les huiles, c'est-à-dire dans des liquides non conducteurs.

Parmi les liquides qui agissent sur le courant musculaire, il faut distinguer les solutions de sulfate de soude et de magnésie, qui sont les seules, parmi le grand nombre de celles qui ont été expérimentées, qui en contact soit des gastrocnémiens, soit des cuisses, accroissent ou conservent, après une immersion qui ne doit pas être trop prolongée, la force électromotrice des muscles.

Après avoir achevé l'exposition des faits principaux qui établissent la relation qui existe entre la force électromotrice des muscles vivants et leurs conditions physiques et physiologiques, il nous reste à faire, sinon l'essai d'une théorie de l'électricité musculaire, du moins l'étude des différences qui existent entre les électromoteurs ordinaires et ceux que nous avons étudiés dans les muscles des animaux vivants. Nous voudrions aussi tenter de résumer les idées les plus générales qu'on peut déduire d'un si grand nombre de recherches expérimentales.

Une première question, qu'il serait important de résoudre directement avec l'expérience, est de savoir si la nature ou l'origine du courant des muscles entiers est la même que celle des muscles dont les fibres sont coupées transversalement ; ou, en d'autres termes, s'il est prouvé, comme le croit M. du Bois-Reymond, que l'état électrique du tendon n'est que l'état qui appartient à l'intérieur du muscle, le tendon étant la section transversale naturelle. Un grand nombre de résultats que nous avons rapportés et qu'il est inutile de décrire de nouveau, s'accordent avec cette opinion. Rappelons ici que si l'on enlève la surface tendineuse d'un des gastrocnémiens ou d'un autre muscle, ou si l'on rend le tendon meilleur conducteur en le mettant en contact avec une solution saline, le courant du muscle est augmenté. L'effet du refroidissement sur les demi-cuisses de grenouilles et sur les gastrocnémiens vient aussi à l'appui de cette idée ; car il n'est pas naturel d'admettre que le pouvoir électromoteur dont on devrait supposer doué le tendon soit modifié par cette cause de la même manière que la substance musculaire. Nous ajouterons encore que le courant différentiel qu'on observe dans l'élément formé par un des gastrocnémiens adhérant à une demi-cuisse (*fig.* 19) est dû, comme nous l'avons

prouvé, à la différence de longueur des fibres, et que si on laisse la demi-cuisse aussi longue que possible, cette différence disparaît ou se renverse.

Malgré toutes ces considérations, il ne faut pas oublier que le courant plus ou moins grand qu'on obtient de presque tous les muscles entiers, en touchant les extrémités de ces muscles, s'explique difficilement avec l'hypothèse que nous examinons. En admettant pour les gastrocnémiens de la grenouille que les fibres ont une direction oblique à l'axe du muscle, on peut bien comprendre pourquoi la section transversale artificielle ne détruit pas l'effet du tendon, lorsqu'elle est faite normalement à l'axe; et en effet cela arrive si la section est faite dans un plan oblique et parallèle autant que possible au contour de la surface tendineuse. Mais d'autres difficultés encore nous restent à résoudre avant qu'on puisse embrasser sans réserve l'idée théorique de M. du Bois-Reymond. Entre autres, il faut se rappeler que le courant musculaire le plus fort est celui qu'on obtient en touchant deux sections transversales, l'une naturelle et l'autre artificielle, appartenant à une demi-cuisse de grenouille. Nous citerons encore, comme un fait dont il faut tenir compte dans l'exposition de ces généralités, la constante diminution que présente la force électromotrice des gastrocnémiens par rapport à celle de la demi-cuisse de grenouille, toutes les autres circonstances égales d'ailleurs, lorsque l'animal est soumis à un faible refroidissement prolongé. et en général aux influences contraires à la nutrition.

On peut donc conclure de tout ce qui précède que beaucoup d'analogies s'accordent pour établir l'identité de l'origine du courant des muscles entiers et de celui des muscles dont les fibres sont coupées, ce qui doit nous faire espérer que les exceptions qui subsistent toujours contre

cette généralisation seront éliminées et expliquées, lorsque nous serons arrivés à connaître la forme et la nature de l'élément *électromoteur* du muscle.

En considérant la fibre musculaire, et par conséquent un muscle ou un faisceau de ces fibres, comme une série d'éléments électromoteurs, la propriété que nous avons reconnue au muscle, d'une force électromotrice proportionnelle à sa longueur ou au nombre des éléments, serait conforme aux effets des électromoteurs ordinaires et des organes des poissons électriques. Il existe cependant pour l'électromoteur musculaire un caractère fondamental qui s'oppose à cette analogie avec les électromoteurs connus. Les extrémités d'un muscle entier, ou les deux sections transversales ou internes créées par la section d'une cuisse, ont le même état électrique, ce qui ne peut jamais arriver avec une pile voltaïque quelconque.

Avouons donc que la forme de l'élément électromoteur du muscle, sans analogie avec toutes les piles que nous possédons, est encore une découverte importante qu'il nous reste à faire. Il paraît probable que la cause qui opère dans cet électromoteur consiste dans les actes chimiques de la nutrition ; en effet, cette hypothèse est conforme à toutes les analogies et aux relations trouvées entre l'intensité du courant musculaire et la contractilité du muscle, et s'accorde parfaitement avec le phénomène de la respiration musculaire, dont nous parlerons bientôt, et avec son augmentation sous l'influence de la contraction.

En supposant le muscle formé d'un certain nombre de globules ou particules d'une matière encore inconnue dont le carbone, l'hydrogène et l'azote se combineraient avec l'oxygène, et cela principalement pendant la contraction, et supposant que ces particules soient entourées d'un liquide et que tout l'ensemble soit contenu dans un sac

membraniforme, on comprendrait, en comparant ces particules à de la limaille de zinc plongée dans l'eau, de quelle manière un circuit voltaïque devrait s'établir en touchant avec une des lames de platine du galvanomètre une quelconque de ces particules, et avec l'autre le liquide ou la membrane humide qui l'entoure; mais nous croyons inutile d'insister sur les objections qui se présentent immédiatement contre cette manière trop simple de se représenter l'électromoteur musculaire.

M. du Bois-Reymond a imaginé un schème du muscle pour expliquer le pouvoir électromoteur de ce tissu. Il représente l'élément électromoteur d'un muscle comme un cylindre dont la surface est de zinc et les bases de cuivre. Si on plonge le cylindre dans une solution acidulée, on comprend que l'on aura un courant dérivé en tenant les lames du galvanomètre plongées dans ce liquide, et une de ces lames en face d'une des bases de cuivre, et l'autre en face du zinc. Si l'on suppose une série de ces éléments, on aura, suivant M. du Bois-Reymond, le schème de la fibre musculaire.

Il est à peine nécessaire d'ajouter qu'il nous reste beaucoup à connaître sur la structure et la composition chimique du muscle avant de pouvoir considérer comme fondée cette manière de se représenter l'électromoteur musculaire, et nous ne nous étendrons pas sur les subtilités ingénieuses qui ont été imaginées pour concevoir comment les actions de ces éléments électromoteurs peuvent s'ajouter les unes aux autres.

Répétons-le une fois encore : la forme de l'élément électromoteur du muscle nous est inconnue; selon toutes les analogies, la source de l'électricité animale repose dans les actes chimiques de la nutrition.

Après avoir exposé avec toute l'étendue nécessaire les

lois de l'électricité musculaire, nous devons achever cette leçon en vous parlant d'un autre fait d'électricité animale dont la connaissance est due entièrement aux travaux de M. du Bois-Reymond.

Il suffirait de rappeler ici la définition que nous avons donnée de l'électricité animale pour prouver que nous ne considérons pas comme un phénomène de cette nature les courants électriques qu'on obtient lorsqu'on introduit les extrémités du galvanomètre, l'une dans l'estomac, l'autre dans les intestins, ou dans le foie, ou sur la langue d'un animal vivant Ces faits n'appartiennent pas plus à l'électricité animale, que ceux qui s'obtiennent en frottant la peau d'un chat ou en s'ôtant des bas de soie par un temps sec. Les parties animales que nous avons nommées sont imbibées, les unes d'un liquide acide, les autres d'un liquide alcalin ; lorsque les lames de platine sont mises en contact avec ces liquides, on a les mêmes courants, comme si ces solutions étaient séparées par un diaphragme poreux quelconque.

Nous ajouterons qu'en répétant sur d'autres tissus, comme celui du foie, des reins, du poumon, des expériences semblables à celles qui ont été faites sur les muscles, les effets électriques qu'on obtient sont faibles, incertains, et ne peuvent être soumis à aucune loi.

Il n'en est pas ainsi des nerfs, dont le pouvoir électromoteur a été mis hors de doute par les expériences de M. du Bois-Reymond. Un morceau quelconque de filament nerveux coupé sur un animal vivant, et sur lequel on opère avec un galvanomètre à 24 mille tours, suffit pour mettre cette propriété en évidence. Comme pour les muscles coupés, le courant électrique du nerf s'établit dans un arc conducteur homogène, si on touche avec les extrémités de l'arc l'intérieur du nerf et la surface, et le cou-

rant, comme pour le muscle, est dirigé dans le galvanomètre de la surface à l'intérieur. Cela explique pourquoi on n'a jamais eu de courant en touchant un filament nerveux intact avec les extrémités du galvanomètre. Le courant des nerfs croît d'intensité avec le nombre des éléments nerveux disposés en pile, et la grenouille galvanoscopique appliquée à cette pile en démontre l'existence et la direction par ses contractions. En opposant à une demi-cuisse de grenouille un certain nombre d'éléments nerveux, j'ai trouvé que le pouvoir électromoteur du muscle est beaucoup plus grand que celui du nerf. La facilité avec laquelle les nerfs s'altèrent et se dessèchent à l'air, s'oppose à ce qu'on puisse déterminer rigoureusement ce rapport; mais on n'est certainement pas trop loin de la vérité en affirmant que le pouvoir électromoteur du muscle est au moins huit ou dix fois plus grand que celui du nerf.

M. du Bois-Reymond s'est assuré que le pouvoir électromoteur était le même dans les nerfs mixtes et dans les racines antérieures et postérieures de la moelle épinière : le même résultat a été obtenu sur un morceau de moelle épinière ou du nerf optique de la grenouille. Des expériences semblables ont été répétées sur des morceaux de nerf pris sur l'homme, sur les lapins, sur des oiseaux et sur des poissons différents, et le courant électrique a eu dans tous les cas la même direction, de la surface à la section transversale du nerf dans le circuit du galvanomètre. J'ai comparé le pouvoir électromoteur du même nerf pris sur la grenouille et sur le lapin en vie. A cet effet une pile de quatre éléments formée avec des morceaux de nerfs sciatiques de grenouille était opposée à une pile de quatre éléments du même nerf de lapin. Cette expérience a été répétée quatre fois en préparant les nerfs

aussi rapidement que possible, et on a toujours obtenu un courant différentiel de plusieurs degrés en faveur du pouvoir électromoteur des nerfs de la grenouille.

Une autre expérience très-remarquable, due également à M. du Bois-Reymond, qui paraît liée avec les propriétés électriques du nerf, consiste dans un courant électrique qui est excité entre deux points homogènes d'un nerf, lorsqu'on l'irrite avec un courant électrique. M. du Bois-Reymond appelle état *électrotonique* du nerf cette propriété d'exciter un courant sous l'influence exclusive d'un autre courant : sans nous arrêter sur l'hypothèse qu'il a imaginée pour expliquer ce phénomène, nous aimons mieux décrire l'expérience en détail et en faire remarquer les circonstances principales. On détache un filament nerveux aussi long que possible sur un animal quelconque; l'expérience réussit très-bien en prenant le nerf sciatique et crural du lapin. On pose ce nerf en contact avec les deux extrémités de flanelle ou de papier qui sont fixées (*fig.* 4) dans les petits verres où plongent les extrémités du galvanomètre. On sait déjà ce qui doit arriver suivant qu'on touche avec les extrémités du galvanomètre la section transversale et la surface du nerf, ou bien deux points de la surface, à une certaine distance l'un de l'autre. Dans le premier cas, le courant nerveux circule et fait dévier l'aiguille du galvanomètre, et dans le second cas il n'y a pas de courant. Lorsque l'aiguille est fixée, on fait passer un courant électrique dans la portion du nerf qui reste libre à droite ou à gauche du circuit du galvanomètre : on a alors une déviation très-forte dans l'aiguille, qui indique un courant persistant pendant tout le temps que le courant excitant continue à agir sur le nerf, et dont la direction est la même que celle du courant excitant. Par conséquent, s'il y a auparavant un courant nerveux qui

circule dans le galvanomètre, on verra l'aiguille dévier davantage ou descendre vers zéro, suivant le sens du courant excitant ; en effet le courant développé dans le nerf marche, dans un cas dans le même sens, et dans l'autre cas en sens contraire du courant dû au pouvoir électromoteur du nerf.

D'abord on pouvait douter si on aurait obtenu un résultat semblable en substituant au filet nerveux une bande de papier ou un cordon de fil imbibé du même liquide où plongent les extrémités du galvanomètre : en effet, si on fait passer un courant électrique très-fort dans ce cordon et si un des électrodes de la pile est très-rapproché d'une des extrémités du galvanomètre, on a un courant qui circule dans le galvanomètre et qui est bien dans le même sens que celui qu'on obtient avec le filet nerveux. Mais il est facile en variant convenablement l'expérience, comme M. du Bois-Reymond l'a fait, de s'assurer que l'état *électrotonique* du nerf dépend d'une propriété inconnue du nerf à l'état de vie, et qu'il ne peut être expliqué avec l'expérience du cordon de fil que j'ai cité. Voici la disposition la plus convenable pour mettre l'expérience principale à l'abri de toute objection. Les extrémités du galvanomètre sont formées d'une lame de zinc coupée en pointe et bien amalgamée ; chacune de ces lames est réunie à l'aide d'un gros fil de cuivre aux extrémités du galvanomètre. Un morceau de flanelle imbibé de la solution saturée et neutre de sulfate de zinc est appliqué sur chacune des lames de zinc du galvanomètre. On prépare rapidement sur un lapin vivant un morceau du gros nerf de la cuisse long de 50 à 60 millimètres. Ce nerf est posé sur les deux flanelles du galvanomètre, de manière à laisser latéralement des deux côtés une portion libre de 20 à 25 millimètres de longueur. Sur l'une ou sur l'autre

des deux portions libres du nerf on fait passer un courant de deux éléments de Daniell en tenant les électrodes à la distance de 10 à 15 millimètres de la lame la plus rapprochée du galvanomètre. Si cet instrument est très-délicat, on verra l'aiguille arriver par la première impulsion à 80 ou 90 degrés et s'arrêter à une déviation de 30 à 40 degrés par un courant qui est dirigé dans l'intervalle du nerf entre les lames du galvanomètre, dans le même sens du courant voltaïque. On a le même résultat en faisant passer le courant voltaïque dans l'autre portion du nerf qui est libre du côté opposé. Si on répète l'expérience dans les mêmes conditions, avec un cordon ou avec une bande de papier imbibée au lieu du nerf, il n'y a aucun signe de courant dans le galvanomètre. En variant l'expérience faite avec le nerf on arrive aux résultats suivants : le courant diminue d'intensité à mesure que le temps écoulé après sa préparation est plus long ; si une ligature bien serrée est interposée entre le circuit de la pile et celui du galvanomètre, le phénomène manque, tandis qu'il n'est que très-affaibli si, le nerf ayant été coupé dans cet intervalle, on a eu soin de réunir les deux extrémités de la section en contact ; à mesure que la vitalité du nerf diminue, il faut, pour obtenir le courant, que le courant excitant passe très-près de la portion du nerf qui est comprise entre les extrémités du galvanomètre ; enfin j'ai trouvé que le courant excité dans le nerf est beaucoup plus fort et persistant avec les nerfs des mammifères et des oiseaux qu'avec les nerfs des grenouilles, tout en ayant soin de prendre ces nerfs dans le meilleur état possible d'intégrité organique.

Ces connaissances sont certainement encore trop imparfaites pour qu'on puisse se prononcer sans hésitation sur la vraie nature du phénomène très-important découvert

par M. du Bois-Reymond. Les résultats que nous avons rapportés conduiraient à faire supposer que ce phénomène n'est pas lié à l'état électromoteur du nerf ; mais avant d'émettre aucune opinion sur ce sujet on doit attendre de nouvelles lumières, que l'expérience seule peut fournir.

QUATRIÈME LEÇON.

SUR LES PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE.

Galvani avait remarqué, dès ses premières expériences sur l'électricité musculaire, que la contraction qu'on obtient, lorsqu'on met en contact la patte d'une grenouille avec son nerf lombaire, devenait plus faible et manquait souvent quand on faisait l'expérience sur des grenouilles affectées de convulsions tétaniques.

Dans mes premières recherches sur le courant propre de la grenouille, qui remontent à l'année 1838, j'avais vérifié cette observation de Galvani et montré qu'en effet la contraction, qui dépend de la circulation du courant musculaire, ne se montrait pas si la grenouille était avant l'expérience affectée de tétanos, soit à cause de la préparation ou par l'action de quelque poison, et que le tétanos une fois cessé, on obtenait de nouveau la contraction. On aurait peut-être pu expliquer ces phénomènes en se bornant à dire que, dans un muscle déjà contracté, de nouvelles contractions ne peuvent se produire ou du moins ne se font voir que difficilement. Mais, contrairement à

cette supposition, j'avais déjà trouvé, que non-seulement la contraction, mais même l'action du courant musculaire sur l'aiguille du galvanomètre, manquait ou était faible et incertaine, tant que les contractions tétaniques persistaient dans la grenouille soumise à l'expérience.

C'est dans les premiers mois de 1842 que je découvris le fait que j'ai appelé *contraction induite*, et qui, comme nous le verrons plus tard, renferme la preuve d'un phénomène électrique qui se développe dans un muscle pendant la contraction.

Nous commencerons par décrire avec quelque détail le phénomène de la contraction induite.

Ma première expérience, et la plus simple qu'on puisse tenter sur ce sujet, est préparée en étendant le filet nerveux de la grenouille galvanoscopique sur les muscles d'une grenouille préparée à la manière ordinaire (*fig.* 23). Si au moyen d'un courant ou d'un stimulant quelconque on irrite les nerfs lombaires de la première grenouille, de sorte que ses muscles entrent en contraction, on voit en même temps les contractions se développer dans la grenouille galvanoscopique. Il suffit d'avoir vu une seule fois la contraction induite, obtenue en irritant la grenouille, qu'on pourrait appeler *inductrice*, sans se servir du courant électrique, pour qu'il ne reste aucun doute que le courant employé souvent dans ces expériences n'est pas la cause directe du phénomène. L'expérience est facile à faire en substituant au courant la section ou l'irritation de l'épine dorsale et des nerfs lombaires de la grenouille inductrice, et on peut, par excès de précaution, produire ces irritations avec des lames de verre ou d'ivoire très-fines, au lieu de se servir de métaux. Sans employer aucune irritation extérieure au muscle qu'on fait contracter, on peut obtenir la contraction induite en posant le nerf

de la grenouille galvanoscopique sur le cœur d'une grenouille ou d'un animal quelconque; les palpitations de ce muscle ont le même effet que les contractions qu'on excite dans la cuisse de la grenouille. Tant que la grenouille inductrice et la grenouille galvanoscopique sont bien vivaces, on obtient la contraction induite, quelles que soient la position et la longueur du nerf de la grenouille galvanoscopique qui est étendue sur le muscle en contraction. En effet, avec des grenouilles robustes et rapidement préparées, on obtient la contraction induite en se bornant à toucher la surface de la cuisse ou celle d'un gastrocnémien et même les doigts de la patte, avec deux ou trois millimètres seulement du filet nerveux de la grenouille galvanoscopique.

Il faut remarquer encore que la contraction induite a lieu également, quelle que soit la manière dans laquelle le filet nerveux est distribué sur la grenouille inductrice, relativement à la direction des fibres musculaires. On obtient aussi la contraction induite en plaçant le nerf de la grenouille galvanoscopique dans l'intérieur des muscles de la cuisse coupée en travers. Tant que les grenouilles sont bien vivaces, on peut obtenir la contraction induite en prenant comme muscle inducteur un tout petit morceau de muscle sur lequel est étendu le filet nerveux; on irrite ce morceau en le coupant avec des ciseaux fins en divers sens, ce qui excite des contractions dans la grenouille galvanoscopique. Cette expérience présente une analogie remarquable avec les décharges données dans les mêmes circonstances par un morceau de l'organe électrique de la torpille.

En faisant ces expériences, il arrive quelquefois d'obtenir la contraction de la grenouille galvanoscopique, au moment où l'on étend son nerf sur la cuisse ou sur la

patte de la grenouille inductrice : nous savons déjà que cela doit avoir lieu toutes les fois qu'en disposant le nerf sur le muscle on ferme le circuit entre le tendon ou l'intérieur du muscle et sa surface et on fait ainsi circuler le courant musculaire. Mais le plus souvent on obtient la contraction induite sans qu'on ait vu la contraction de la grenouille galvanoscopique en préparant l'expérience, et on peut réussir constamment dans ce résultat, si on a soin d'étendre le filet nerveux normalement aux fibres musculaires (*fig.* 24).

J'ai fait un grand nombre d'expériences semblables à celles qui ont été décrites en me servant, au lieu des muscles de la grenouille inductrice, de la moelle épinière, ou d'un tronc nerveux, ou de quelque viscère pris sur un animal vivant, tel que l'estomac ou le foie d'un lapin ou d'un chien, et je n'ai jamais obtenu aucun signe de contraction induite en irritant ces parties d'une manière quelconque. Le muscle seul produit ce phénomène lorsqu'il entre en contraction; et si on répète l'expérience fondamentale sur un muscle après en avoir coupé les tendons et fait différentes sections en travers, on n'obtient plus ni la contraction du muscle ni la contraction induite.

Lorsqu'on a une série de grenouilles galvanoscopiques disposées de façon que le nerf d'une patte soit étendu sur le gastrocnémien le plus rapproché, il arrive, en faisant contracter une des grenouilles qui se trouvent à une extrémité, que les contractions se réveillent dans toutes les autres ou au moins dans quatre ou cinq grenouilles galvanoscopiques de suite au même moment. Evidemment la contraction induite devient à son tour inductrice, et l'effet se propage à un certain nombre de grenouilles.

La première idée qui se présentait à l'esprit pour expliquer la contraction induite, était de supposer qu'un

phénomène électrique, semblable à celui de la torpille, se développait dans le muscle dans l'acte de la contraction. C'est M. Becquerel qui a émis le premier cette idée. Dans le but de vérifier cette explication, j'ai cherché d'abord quelle était l'influence sur la contraction induite d'un corps réduit en couche très-mince placé entre le muscle inducteur et le nerf. J'ai trouvé qu'une lame très-mince de métal, une feuille d'or, par exemple, ou bien une lame de mica, empêchait la contraction induite, tandis qu'une feuille de papier mouillé ou une couche d'huile d'olive ou de térébenthine n'empêchait pas le phénomène. Il était facile à concevoir, comme l'a dit aussi M. Becquerel, que si la contraction induite dépendait d'une décharge électrique, la couche solide isolante, comme la couche métallique, aurait également empêché l'électricité de parvenir au nerf de la grenouille galvanoscopique. Il n'était pas aussi facile d'expliquer l'effet obtenu avec la couche de térébenthine ou d'huile, qui devait également s'opposer au passage de l'électricité. Toutefois je m'étais assuré par un grand nombre d'expériences comparatives qu'une décharge, même très-petite, d'une bouteille, continuait à agir sur le nerf de la grenouille galvanoscopique étendu sur un corps humide traversé par la décharge, malgré l'interposition d'une couche très-mince d'huile ou de térébenthine. Il fallait donc tenter de nouvelles recherches pour découvrir avec le galvanomètre s'il y a vraiment une décharge électrique pendant la contraction. Mes efforts furent vains dans ce but, n'ayant pas eu à ma disposition un galvanomètre suffisamment délicat et n'ayant pas eu recours à une méthode convenable d'expérimenter ; nous verrons bientôt que c'est M. du Bois-Reymond qui a fait le premier pas dans cette voie.

En rappelant ici ce que nous avons déjà dit sur l'usage

de la grenouille galvanoscopique, c'est-à-dire qu'elle est beaucoup plus sensible que le galvanomètre lorsqu'elle est appliquée à l'étude des décharges ou des courants électriques instantanés, j'ai de nouveau eu recours à la grenouille galvanoscopique pour étudier la nature de la contraction induite. Voici les principales expériences que j'ai tentées avec la grenouille galvanoscopique (1), et qui ne peuvent s'expliquer sans admettre qu'une décharge électrique accompagne la contraction musculaire. Je prends sur une grenouille très-vivace une cuisse à laquelle sont adhérents le nerf lombaire et un fragment d'épine, et en même temps un aide prépare sur des grenouilles également vivaces plusieurs grenouilles galvanoscopiques. Après avoir étendu la cuisse préparée sur une lame de gutta-percha, j'applique (*fig.* 25) deux mèches de coton ou de laine imbibées d'eau légèrement salée sur deux points quels qu'ils soient de la patte ou de la cuisse, pourvu qu'ils soient éloignés l'un de l'autre de quelques millimètres. Alors je ferme le circuit formé avec la patte ou la cuisse et les deux mèches, en plaçant les nerfs de plusieurs grenouilles galvanoscopiques sur les extrémités libres des mèches, de manière que ces nerfs soient très-rapprochés entre eux et qu'il y en ait quelques-uns avec la patte tournée vers la patte du membre inducteur, et d'autres avec la patte dirigée vers le nerf lombaire de ce membre. Au moment où on dispose ainsi l'expérience il peut arriver, ou que les grenouilles galvanoscopiques ne donnent aucun signe de contraction, ou que quelques-unes seulement de ces grenouilles se contractent; nous savons déjà que ces différents effets se produisent suivant que les parties de la cuisse touchées par les mèches

(1) *Phil. Trans.*, part. II; 1850.

sont deux points également éloignés du milieu du membre ou bien une des extrémités et le milieu du membre inducteur. Je fais contracter la cuisse en excitant d'une manière quelconque le nerf lombaire, et on voit alors les contractions se réveiller dans les grenouilles galvanoscopiques. Si le circuit vient à s'ouvrir, comme il arrive par l'effet de mouvements de ces muscles, si une des mèches ne touche plus la grenouille inductrice ou si les nerfs ne touchent pas les deux mèches en même temps, le phénomène cesse et se reproduit de nouveau après avoir remis les nerfs ou les mèches dans la position primitive. Evidemment on ne peut expliquer ces résultats sans admettre qu'un courant ou une décharge électrique circule dans les mèches et dans les nerfs des grenouilles galvanoscopiques pendant la contraction de la grenouille inductrice. En prolongeant l'expérience ou en opérant dès le commencement avec des grenouilles galvanoscopiques moins vivaces, les contractions ne se manifestent plus que dans les grenouilles galvanoscopiques qui ont leur nerf étendu de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure de la patte ou de la cuisse inductrice. On arrive aux mêmes résultats en se servant de mèches qui ont quelques millimètres seulement de longueur, ou bien en posant directement les nerfs des grenouilles galvanoscopiques sur la patte ou sur la cuisse parallèlement aux fibres musculaires.

J'ai essayé de répéter cette expérience sur des muscles de pigeon vivant ou récemment tué, et quoique ces expériences soient très-difficiles à réussir, à cause de la rapidité avec laquelle la contractilité musculaire s'éteint chez ces animaux, je puis affirmer que les résultats les plus constants auxquels je suis arrivé sont conformes à ceux qui ont été obtenus sur les grenouilles.

Il était naturel d'attribuer à une seule et même cause, c'est-à-dire à un courant électrique instantané ou à une décharge produite par le muscle pendant la contraction, les résultats des expériences que nous avons décrites et le phénomène principal de la contraction induite. Nous devions aussi déduire des effets observés sur les grenouilles galvanoscopiques, que cette décharge, qui parcourt un arc conducteur appliqué sur la surface du muscle ou établi entre ses extrémités, est dirigée dans cet arc, du moins avec les muscles de la grenouille et du pigeon, des extrémités inférieures aux supérieures des cuisses et des pattes, considérées dans leur position naturelle.

Afin de rendre plus claire l'interprétation de ces expériences, j'ai substitué aux muscles inducteurs l'organe électrique de la torpille, dans lequel cas je pouvais déterminer avec exactitude, en me servant du galvanomètre, la direction du courant. Pour cela je prends une torpille bien vivace, que je suspends par la queue; je mets promptement le cerveau à nu, j'enlève une portion de l'un des organes, et j'ai ainsi une section transversale de l'organe électrique parallèle aux prismes : sur cette section qui reste adhérente à l'animal je place les nerfs de plusieurs grenouilles galvanoscopiques déjà affaiblies parallèlement aux prismes, comme j'ai fait sur la cuisse de la grenouille, et en même temps je touche les bases des prismes avec les extrémités du galvanomètre. Dans d'autres expériences je mettais en contact avec la section de l'organe de la torpille les mèches mouillées, et j'établissais la communication entre les extrémités de ces mèches à l'aide des nerfs des grenouilles galvanoscopiques. Après ces préparations je n'avais qu'à exciter légèrement le quatrième lobe du cerveau, pour voir à l'instant l'aiguille du galvanomètre dévier comme dans la décharge ordinaire de la

torpille, et en même temps les contractions se réveiller, mais seulement dans les grenouilles galvanoscopiques dont le nerf était étendu du dos vers le ventre de la torpille; les grenouilles, comme le galvanomètre, indiquaient donc la décharge du poisson dirigée dans l'arc extérieur du dos au ventre. Il est à peine nécessaire de rappeler que ces indications des grenouilles galvanoscopiques ne se vérifient exactement que lorsque les grenouilles sont convenablement affaiblies.

De l'ensemble des expériences rapportées et en nous appuyant sur les résultats obtenus sur la torpille, nous pouvons conclure qu'un arc conducteur homogène étendu dans toute sa longueur sur un muscle de grenouille ou de pigeon dans la direction de ses fibres, ou mis seulement par ses extrémités en communication avec les extrémités du muscle, est parcouru, au moment de la contraction, par une décharge électrique dirigée de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure du muscle, c'est-à-dire dans un sens opposé au courant dû au pouvoir électromoteur du gastrocnémien ou des autres muscles entiers de la grenouille à l'état de repos.

Passons maintenant à la description des expériences de M. du Bois-Reymond, qui le premier a démontré avec le galvanomètre qu'un phénomène électrique se développe dans le muscle sous l'influence de la contraction. M. du Bois-Reymond a employé un galvanomètre dont le fil très-fin fait 24000 tours autour du système astatique : mais, ce qui est plus important, il a eu l'idée d'employer un courant interrompu et convenablement prolongé pour faire contracter pendant un certain temps le muscle dont on veut découvrir la variation pendant qu'il se contracte. En effet, il était naturel de supposer qu'une seule contraction doit réveiller un phénomène électrique qui dure

pendant un instant très-court, insuffisant pour vaincre l'inertie de l'aiguille, et dont la grenouille galvanoscopique seulement peut indiquer l'existence. Il n'en est plus ainsi lorsque l'on renouvelle l'excitation du nerf de manière à faire contracter le muscle plusieurs fois de suite. M. du Bois-Reymond fait son expérience en plaçant un gastrocnémien de grenouille sur les deux bandes de laine ou de papier unies aux deux verres (*fig.* 4) dans lesquels plongent les deux extrémités du galvanomètre. Le nerf de ce gastrocnémien repose sur un plan isolant et sur deux fils métalliques qui peuvent être mis en communication avec les pôles d'une pile au moyen d'une roue d'interruption, ou avec les pôles d'un appareil électro-magnétique. Lorsque l'aiguille, déviée par le courant du gastrocnémien, a cessé d'osciller, on fait contracter ce muscle pendant un certain temps. Au moment où les contractions commencent, on voit l'aiguille descendre au zéro, dépasser ce point et rester déviée de l'autre côté du cadran; cette déviation dure tant que la contractilité du muscle n'est pas épuisée. M. du Bois-Reymond a eu soin de varier ses expériences et d'exclure les erreurs dues à la manière d'opérer. Ce n'est pas le courant employé pour faire contracter le muscle, qui entre dans le galvanomètre, parce que le nerf est parfaitement isolé, parce que rien de semblable n'a lieu si on substitue au muscle un morceau de papier ou de drap mouillé, parce que le sens dans lequel l'aiguille du galvanomètre dévie sous l'influence de la contraction est indépendant de la direction du courant qui excite le nerf, et enfin parce que l'effet produit sur le galvanomètre s'obtient en excitant le nerf avec la chaleur ou avec les agents mécaniques, ou en se servant d'une grenouille empoisonnée avec de la noix vomique. On ne peut pas non plus attribuer la cause du phénomène observé dans

le galvanomètre à l'augmentation de la résistance du circuit qui aurait été produite par les changements que la contraction peut déterminer dans les contacts, car le résultat est le même lorsqu'on empêche le muscle de se déplacer. Ce n'est pas non plus une variation quelconque de conductibilité qui se passe dans le muscle pendant la contraction, car M. du Bois-Reymond a obtenu les mêmes phénomènes en mettant en circuit deux gastrocnémiens opposés, de manière que la variation de conductibilité qu'on suppose dût agir également sur les deux courants.

Ces faits étant bien établis, voici comment M. du Bois-Reymond les interprète : « Pendant la contraction, dit-il, le pouvoir électromoteur d'un muscle diminue, et par conséquent le courant dû aux polarités secondaires développées sur les lames de platine prédomine sur le courant musculaire, et oblige l'aiguille à dévier dans le sens opposé. »

Cette interprétation n'est pas nécessaire dans le cas des deux gastrocnémiens opposés, dont un seul serait soumis à la contraction ; en effet, si le pouvoir électromoteur du muscle qui se contracte diminue, le courant du muscle laissé en repos doit prédominer et produire le même effet que M. du Bois-Reymond attribue aux polarités secondaires dans le cas d'un seul gastrocnémien.

Il n'est pas moins facile à M. du Bois-Reymond d'expliquer la contraction induite ; le nerf étendu sur le muscle est, suivant lui, parcouru par une portion du courant musculaire ; et lorsque pendant la contraction le pouvoir électromoteur du muscle diminue, le courant qui parcourt le nerf diminue aussi brusquement ; la contraction induite ne serait par conséquent qu'un phénomène identique avec celui qu'on obtient lorsqu'un circuit métallique

est plongé dans les mêmes capsules où plongent les extrémités d'une grenouille parcourue par un courant (*fig.* 3).

Pour achever l'exposition des idées de M. du Bois-Reymond, nous rapporterons un paragraphe du rapport que M. Pouillet a fait à l'Académie des sciences sur ce sujet.

« D'après les principes de M. du Bois-Reymond, dit le savant rapporteur, l'effet d'une contraction soutenue n'est pas de faire naître un courant, mais d'affaiblir et de suspendre par intermittence un courant qui préexistait : il faut donc un courant préexistant, ou plutôt il en faut deux qui soient égaux et opposés et qui se neutralisent, puisque l'aiguille du galvanomètre est au zéro. En général, pour expliquer les effets trouvés par M. du Bois-Reymond en partant de l'idée que la contraction affaiblit le pouvoir électromoteur du muscle, il faut qu'il y ait dans le même circuit deux forces électromotrices opposées ; ces deux forces pourront être ou de la même nature, comme dans l'expérience avec les deux muscles d'une grenouille, ou bien d'une nature différente, comme dans le cas d'un seul gastrocnémien et des électrodes polarisés. »

Comme on a pu le voir, cette explication de M. du Bois-Reymond ne s'accorde pas avec les résultats des expériences que nous avons déjà décrites, et qui ont été faites en employant les grenouilles galvanoscopiques au lieu du galvanomètre. Nous avons montré que ces expériences ne peuvent être expliquées sans admettre que pendant la contraction il se passe dans le muscle un phénomène électrique analogue à la décharge de la torpille. En effet, on ne concevrait pas autrement comment on peut obtenir la contraction induite en touchant avec le nerf d'une grenouille galvanoscopique bien isolée la cuisse d'une grenouille sur une longueur de 2 ou 3 millimètres seule-

ment, et sans qu'on ait eu des signes de courant musculaire au moment où l'on a placé ce nerf sur le muscle inducteur; on ne pourrait non plus expliquer pourquoi la contraction n'a lieu que sur les grenouilles galvanoscopiques dont le nerf est étendu de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure de la cuisse inductrice (*fig.* 25).

Grâce à une nouvelle série d'expériences, je suis parvenu à confirmer avec le galvanomètre l'explication que j'avais donnée de la contraction induite et du fait découvert par M. du Bois-Reymond, en me fondant seulement sur les résultats obtenus avec la grenouille galvanoscopique.

Il n'est pas nécessaire que le galvanomètre qu'on emploie dans les expériences que nous allons décrire soit à 24000 tours, c'est-à-dire le plus délicat que l'on connaisse; un galvanomètre à long fil de 1500 à 2000 tours peut suffire. Les lames métalliques unies au galvanomètre doivent être de zinc, parfaitement amalgamées, c'est-à-dire plongées d'abord dans une solution concentrée d'acide sulfurique, ensuite dans le mercure pur, et enfin lavées à grande eau. Ces deux lames plongent dans la solution neutre et saturée de sulfate de zinc, et sont fixées dans les deux verres (*fig.* 4) avec les bandes de laine ou de papier bien imbibées du même liquide.

En laissant les deux bandes en contact pendant un certain temps, l'aiguille se fixe au zéro et on n'obtient plus aucun signe de courant lorsqu'on ferme de nouveau le circuit après avoir éloigné et approché de nouveau les deux verres pour mettre en contact les deux bandes de laine. Voici les expériences principales qui suffiront pour prouver la thèse que nous avons avancée.

Ire Expérience. — Je pose sur le cadran du galvanomètre, et précisément en contact avec une des extrémités de l'aiguille dans sa position d'équilibre, un corps so-

lide quelconque, un morceau de verre ou de marbre, peu importe, pourvu qu'il soit sec et poli; cet appui empêche l'aiguille de dévier d'un certain côté et la laisse libre de l'autre. Je dispose sur une lame de gutta-percha un gastrocnémien seul ou bien 5 ou 6 gastrocnémiens réunis en forme de pile, et je ferme le circuit de manière que la déviation ne puisse pas avoir lieu, puisqu'elle serait dans le sens où l'aiguille ne peut pas se mouvoir, et je laisse le circuit fermé pendant quelques secondes. Alors j'enlève rapidement la pile musculaire, et tout de suite après je ferme directement le circuit entre les deux verres en faisant toucher entre elles les bandes de laine ou de papier. L'aiguille reste immobile; il n'y a donc aucun signe de polarité secondaire des électrodes, ce qui se vérifie également en employant avec cette même méthode une force électromotrice beaucoup plus forte que celle qu'on a dans les expériences d'électricité musculaire.

IIe Expérience. — Je prépare sur une grenouille vigoureuse les deux cuisses, et à une d'elles seulement je laisse le nerf lombaire intact (*fig.* 26); je coupe l'autre nerf en plusieurs points de l'intérieur de la cuisse, afin d'être sûr que ce membre ne peut pas se contracter. Les deux cuisses et le filet nerveux sont soutenus sur deux lames de gutta-percha séparées. Je ferme le circuit en touchant avec les bandes de laine (*fig.* 4) deux points quelconques de la cuisse dont le nerf a été conservé intact. Il n'est pas nécessaire que ces points soient les extrémités de la cuisse, et il suffit qu'ils soient éloignés entre eux de 12 à 15 millimètres. Avec un galvanomètre de 1500 à 2000 tours la déviation fixe qu'on obtient est de 8 à 10 degrés, et avec un galvanomètre de du Bois-Reymond elle arrive jusqu'à 50 ou 60 degrés, et elle est dans le sens du courant ascendant de la cuisse, ou dans le même sens que le

courant du gastrocnémien. J'ai laissé l'autre cuisse en expérience, bien qu'elle ne fasse pas partie du circuit, pour ne pas mettre à découvert l'intérieur du muscle dans la portion supérieure de la cuisse sur laquelle on expérimente. Laissons l'aiguille se fixer et tenons en place la cuisse en la pressant légèrement avec une lame de gutta-percha, ce qui ne doit faire varier la déviation que de quelques degrés. Commençons alors à exciter le nerf avec un courant très-faible et interrompu. Pour produire cet effet je préfère employer une petite pile de fil de zinc et de platine, que je tiens à la main, plutôt qu'une machine électro-magnétique, bien qu'il ne me soit pas prouvé que l'usage de cette machine puisse introduire quelque erreur dans l'expérience. Au moment même où la cuisse commence à se contracter, l'aiguille descend, et en continuant les contractions, elle arrive jusqu'au zéro, le dépasse et reste déviée pendant quelques secondes du côté opposé. Si on cesse d'agir avec la pile, ou bien si les contractions s'affaiblissent par la fatigue naturelle du muscle, l'aiguille dévie de nouveau descend immédiatement, quoique lentement, vers zéro, et dans le premier sens, mais rarement elle atteint la déviation primitive.

On peut répéter cette expérience avec le même résultat sur une seule cuisse ou sur un seul gastrocnémien, ou sur des muscles entiers d'autres animaux. J'ai préféré employer la cuisse entière de grenouille pour avoir le courant musculaire, qui circule au commencement de l'expérience, le plus petit possible. Parmi un grand nombre d'expériences de ce genre que j'ai tentées, il m'est arrivé quelquefois d'avoir le courant de la cuisse très-faible, et dans quelques cas même j'ai vu l'aiguille rester à zéro Sous l'influence des contractions, la déviation était dans le même sens que nous avions trouvé lorsque l'ai-

guille était déviée d'abord dans le sens opposé, et la nouvelle déviation n'a été certainement pas moindre dans ces cas.

Comme dans ces expériences on n'a jamais à craindre l'influence des polarités secondaires des électrodes (*Ire Exp.*), il est démontré que pendant la contraction de ces muscles il se produit un courant électrique ou plutôt une décharge à cause de son instantanéité, qui circule dans l'arc extérieur dans une direction contraire à celle du courant musculaire de la cuisse ou du gastrocnémien en repos.

IIIe Expérience. — Je fais une section dans la partie supérieure d'une cuisse de grenouille (*IIe Exp.*) pour mettre à découvert l'intérieur du muscle : on comprend tout de suite qu'en fermant le circuit entre les deux extrémités de cette cuisse, le courant, qui cette fois est différentiel, parce qu'il est dû à la prédominance du courant de la section transversale sur celui du muscle entier, soit faible et en sens opposé au courant ordinaire de la cuisse. L'aiguille étant fixée, qu'on irrite le nerf pour réveiller les contractions ; la déviation qui survient est toujours dans le sens déjà observé, c'est-à-dire opposée dans l'arc extérieur au courant qu'on obtient avec la cuisse entière et intacte ; d'où il résulte que si l'aiguille est déviée à l'origine par le courant prédominant dû à la section transversale de la partie supérieure de la cuisse, la déviation augmentera rapidement sous l'influence des contractions. On peut enfin faire l'expérience en mettant en circuit les deux cuisses d'une grenouille dont les extrémités inférieures sont placées sur les bandes de laine ou de papier qui plongent dans les verres (*fig.* 4), et en conservant un seul des nerfs lombaires. Le courant qu'on obtient en fermant le circuit est indifféremment tantôt nul, tantôt très-faible, et appartient tantôt à une cuisse, tantôt à

l'autre. Dans tous les cas, sous l'influence des contractions de la cuisse à laquelle on a laissé le nerf adhérent, la déviation ordinaire se produit, c'est-à-dire celle due à un courant qui circule dans l'arc extérieur au muscle contracté de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure du muscle.

Nous croyons utile de décrire ici un petit appareil avec lequel on peut facilement répéter et varier ces expériences. Dans un morceau carré de bois je pratique une cavité longitudinale, qui est séparée en deux compartiments par une lame de verre ou de tout autre corps isolant (*fig.* 27); je remplis chacune de ces cavités d'une solution saturée de sulfate de zinc, et j'y plonge une lame de zinc parfaitement amalgamée et réunie à une des extrémités du galvanomètre. En contact de cette lame se trouve une mèche de coton ou de laine, comme celle de la lampe Locatelli. Les deux mèches se replient en dehors horizontalement et se terminent en pointes éloignées entre elles de 3 ou 4 millimètres. Une lame de gutta-percha est fixée sur ce morceau de bois pour soutenir les muscles qui doivent être touchés par les mèches.

La considération la plus superficielle des expériences que nous avons rapportées ne laisse aucun doute sur l'explication qu'on peut en donner. Lorsqu'on opère sur le gastrocnémien ou sur la cuisse entière de la grenouille, la déviation qui se produit pendant la contraction ne peut dépendre que d'une décharge électrique qui a lieu dans ce moment, puisqu'il n'existe dans le circuit aucune force électromotrice opposée à celle qui existait avant la contraction. En se servant de la cuisse dont la partie supérieure a été coupée transversalement, on a dans le circuit deux courants opposés et qui se neutralisent en partie; et il n'est pas naturel d'admettre que l'effet qui se pro-

duit au moment de la contraction dépende de la prédominance survenue dans un de ces courants, puisqu'ils ont la même origine, ils sont produits par le même muscle, et ils ne pourraient être modifiés d'une manière différente sous l'influence de la contraction, si toutefois cette modification existait.

Le galvanomètre et la grenouille galvanoscopique nous conduisent donc inévitablement à la même conclusion, c'est-à-dire qu'un muscle qui se contracte est, au moment de la contraction, parcouru par une décharge électrique; cette décharge est dirigée, dans les muscles de la grenouille et de quelques autres animaux, dans un arc extérieur qui est, ou en contact, ou appliqué sur les extrémités de ces muscles, dans un sens opposé au courant ordinaire qui parcourt cet arc placé sur les mêmes muscles à l'état de repos.

Ici finissent les expériences et les résultats rigoureux; les difficultés qu'on éprouve à répéter et à tenter des expériences de ce genre sur des animaux supérieurs enlèvent malheureusement à cette conclusion la généralité dont elle aurait besoin.

Parce que l'arc extérieur appliqué sur le muscle d'une grenouille entière et en repos est parcouru par un courant opposé à celui qui survient au moment de la contraction, devrons-nous conclure immédiatement que les deux phénomènes ont une origine tout à fait distincte; ou bien ne dirons-nous pas plutôt que, lorsque la forme de l'élément électromoteur du muscle nous sera connue, les variations de forme et peut-être même de structure, qui se produisent par la contraction dans la fibre musculaire, pourront expliquer cette opposition? Si ce n'était pour éviter des divagations sur des hypothèses ou des analogies qui ne sont pas appuyées sur l'expérience, nous pourrions ras-

sembler divers arguments pour montrer que la seconde idée est beaucoup plus probable que la première.

Quelle que soit l'analogie qui existe entre la forme et la manière d'agir de l'électromoteur voltaïque et de l'électromoteur musculaire, il n'est pas impossible de concevoir que le changement de forme qui a lieu dans le muscle pendant la contraction puisse être suivi instantanément de l'inversion du courant dans l'arc extérieur au muscle. Nous ne manquerions pas d'exemples empruntés à certains phénomènes d'induction électrodynamique et même sur des circuits voltaïques ordinaires, dans lesquels cette inversion du courant peut être obtenue en changeant la forme ou la distance relative de divers points du circuit.

En attendant, gardons-nous de nous abandonner à des vues hypothétiques sur un sujet qui ne peut être éclairci que par de nouvelles expériences. Nous savons aujourd'hui que, dans l'acte de la contraction, les phénomènes chimiques de la respiration musculaire augmentent d'intensité : en étudiant plus amplement ces phénomènes, comme nous le ferons dans la leçon suivante, nous arriverons à conclure que, conformément à toutes les analogies, les actions chimiques de la nutrition sont la cause principale de l'électricité musculaire.

Nous terminerons cette leçon en décrivant une expérience que M. du Bois-Reymond a faite sur l'homme, et qui serait analogue à celles qui ont été tentées sur les grenouilles. L'expérience consiste à plonger l'index de chacune des mains d'un homme dans un des verres où plongent les extrémités du galvanomètre, qui doit être le plus délicat possible. La grande résistance qu'oppose le corps humain, et surtout la peau, au passage du courant rend nécessaire l'emploi d'un galvanomètre à fil très-fin et de 24000 tours. Comme on le voit, l'expérience est semblable à celle qui

a été faite avec la grenouille mise à califourchon sur les deux verres, et sur laquelle on a coupé en plusieurs points le nerf lombaire et crural d'un membre pour être sûr que l'autre membre peut seul entrer en contraction. Dans la première publication de cette expérience faite sur l'homme, M. du Bois-Reymond se borna à décrire le résultat principal, qui était la déviation qui se produisait dans l'aiguille du galvanomètre tantôt dans un sens et tantôt dans le sens opposé, suivant qu'on contractait l'un ou l'autre bras. Le sens du courant qui circulait dans le galvanomètre pendant la contraction aurait été contraire à celui du courant qu'on obtient de la grenouille dans la même expérience. En effet, dans cet animal le courant marche dans l'arc extérieur de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure du muscle contracté ; dans l'expérience faite sur les bras humains, le courant entre dans le galvanomètre de l'extrémité qui communique avec le doigt du bras laissé en repos, et sort par l'extrémité qui est en contact avec le doigt du bras en contraction.

Les causes d'erreur qui accompagnent nécessairement cette expérience firent sentir à M. du Bois-Reymond la nécessité d'en faire une étude plus patiente et plus détaillée, ce qu'il n'a pas manqué de faire. Ces causes d'erreur sont diverses, et nous citerons principalement la différence de température des deux doigts, leur immersion non simultanée dans le liquide, l'agitation des doigts en contact avec le liquide et les lames métalliques, les divers degrés de transpiration des doigts à l'état de contraction et de repos. M. du Bois-Reymond a analysé avec soin ces diverses causes d'erreur, et a déterminé l'intensité et la direction des courants électriques qui peuvent se développer simultanément avec le courant dû à la contraction, et il est arrivé à augmenter grande-

ment les effets de ce courant en enlevant avec un vésicatoire appliqué sur chacun des avant-bras l'épiderme auquel on doit la grande résistance du circuit. En effet, tandis que la contraction d'un bras ne donne qu'une déviation de 2 ou 3 degrés en tenant les doigts plongés dans le liquide de deux verres, lorsqu'on a enlevé l'épiderme la déviation est de 60 à 70 degrés. On aurait mis ainsi hors de doute, ce qui du reste devait être d'après les expériences que nous avons décrites précédemment, que dans les muscles de l'homme il y a aussi développement d'électricité lorsqu'ils se contractent sous l'action de la volonté. M. du Bois-Reymond interprète cette expérience comme celle qui a été faite sur la grenouille, c'est-à-dire il suppose que tant que les deux bras sont en repos, deux courants opposés se neutralisent dans le galvanomètre, et que ces deux courants sont descendants dans les deux bras et par conséquent dirigés en sens contraire à ceux de la grenouille. Lorsqu'un bras seul se contracte, la diminution du pouvoir électromoteur qui, suivant M. du Bois-Reymond, a lieu dans les muscles en contraction, fait prédominer le courant du bras laissé en repos ; c'est pourquoi dans le bras contracté circule, au même moment, un courant opposé au premier ou ascendant.

Après avoir démontré avec l'expérience que dans les muscles de la grenouille il y a pendant la contraction un développement d'électricité, qui donne lieu à une décharge dirigée dans l'arc appliqué sur le muscle ou en contact de ses extrémités, en sens contraire au courant qui y circule lorsque le muscle est à l'état de repos, nous ne doutons pas qu'on doive donner une semblable interprétation au phénomène découvert par M. du Bois-Reymond dans les bras humains. Nous croyons qu'une expérience semblable à celle que nous avons faite sur le gastrocnémien de gre-

nouille, et répétée sur les bras humains, confirmerait cette opinion.

La direction opposée des courants trouvés dans les muscles en repos et dans les muscles en contraction sur l'homme et sur la grenouille est encore une de ces anomalies probablement apparentes, et qui ne pourront être éclaircies que par la connaissance de la forme de l'électromoteur musculaire.

Les dernières recherches de M. du Bois-Reymond ayant mis hors de doute sa première expérience sur la contraction du bras humain, l'objection qu'on y avait faite et qui se fondait sur le résultat négatif obtenu en substituant au galvanomètre le nerf de la grenouille galvanoscopique, n'a plus de valeur. Peut-être ce résultat ne serait plus le même si on appliquait le nerf de la grenouille galvanoscopique sur deux parties du corps humain dépourvues d'épiderme. Si, malgré ce changement, la grenouille galvanoscopique ne donnait aucun signe de l'électricité développée dans la contraction volontaire, il faudrait en conclure qu'un galvanomètre de 24000 tours est plus sensible que le nerf de la grenouille galvanoscopique à un courant très-faible et qui circule dans un circuit de grande résistance, toutes les fois que l'action de ce courant se prolonge par une contraction aussi soutenue que possible.

CINQUIÈME LEÇON.

DE LA RESPIRATION MUSCULAIRE SOUS L'INFLUENCE DE LA CONTRACTION. RELATION ENTRE LE COURANT ÉLECTRIQUE ET LA FORCE NERVEUSE.

Après avoir exposé dans les leçons précédentes les faits principaux et les lois du développement de l'électricité dans les muscles vivants, ou à l'état de repos, ou en contraction, je dois consacrer cette dernière leçon à l'étude d'un phénomène chimique propre du muscle vivant, que j'ai appelé *respiration musculaire,* et auquel, suivant toutes les analogies, on doit attribuer l'origine de l'électricité musculaire. Nous arriverons par cette étude à nous faire une idée de la relation qui existe entre le courant électrique et la force nerveuse et ses effets, relation qui est certainement le point sublime de l'électro-physiologie.

Nous commencerons par décrire les efforts tentés pour déterminer la quantité de travail mécanique produite par un muscle en contraction et la quantité de zinc oxydé dans une pile dont le courant est employé à exciter le nerf de ce muscle ou le muscle même.

Cette recherche préliminaire, qui est hérissée de diffi-

cultés, exigeait principalement la détermination exacte du temps nécessaire pour que le courant excite un nerf et développe la contraction du muscle. Malgré l'imperfection des résultats auxquels je suis arrivé dans mes premières expériences (1844), je crois néanmoins avoir prouvé que la quantité d'action chimique et par conséquent d'électricité qui suffit pour exciter le nerf est beaucoup plus petite que celle qui, dans les machines à vapeur et dans les moteurs électro-magnétiques, serait capable de produire la même quantité de travail mécanique qui est produite par la contraction. J'ai essayé ensuite de rendre ces expériences moins imparfaites, en substituant à la roue d'interruption que j'avais employée d'abord pour rendre très-court le temps du passage du courant par le nerf, un appareil dans lequel ce passage ne durait que le temps nécessaire à mettre les muscles en contraction; on conçoit facilement que cela pouvait s'obtenir en faisant interrompre le circuit de la pile par la contraction même. J'ai essayé aussi, avec le disque tournant et noirci que Watt et M. Morin ont appliqué aux machines à vapeur, de mesurer quel était le temps que le muscle employait à se contracter, et le temps qui lui était nécessaire pour reprendre sa forme. Je trouvais ainsi que la somme de ces deux intervalles de temps est à peu près d'un tiers de seconde pendant les dix ou quinze premières minutes après la préparation du muscle. D'après ces nouveaux résultats, que M. Helmholtz a beaucoup étendus et perfectionnés, et surtout en considérant qu'une décharge de la bouteille de Leyde très-petite et qui ne peut être indiquée par l'électromètre le plus délicat, suffit néanmoins pour exciter la contraction comme le ferait une très-forte décharge, j'ai toujours été plus porté à croire que le chiffre que j'avais trouvé d'abord pour exprimer l'équivalent électro-chimique de la force

nerveuse, était bien plus grand que le chiffre véritable, c'est-à-dire qu'il faut beaucoup moins que 3 milligrammes de zinc oxydés dans la pile et employés à développer un courant qui excite les nerfs d'une grenouille, pour produire un travail musculaire mesuré par 5,5419 kilogrammètres, comme je l'avais cru premièrement.

Il fallait donc tenter quelque moyen encore plus délicat pour réussir dans la détermination du temps nécessaire à un courant électrique pour exciter un nerf.

J'ai eu recours pour cela à une méthode peu différente de celle qui a été imaginée par M. Pouillet pour la mesure des intervalles de temps extrêmement petits.

Prenons une roue de six mètres de circonférence et fixons sur un rayon une bande métallique de la largeur d'un millimètre; en imprimant à la roue une vitesse uniforme de quatre tours par seconde, on comprend facilement que le temps employé par la circonférence de la roue pour parcourir un arc d'un millimètre, bien que très-court, peut être mesuré avec exactitude. Tandis que la roue est en mouvement, les deux extrémités d'un circuit dans lequel entre un couple voltaïque et la grenouille préparée qui doit éprouver les contractions, sont mises en contact avec le bord de la roue : par ce moyen le circuit reste fermé pendant l'instant dans lequel les deux ressorts qui forment les extrémités libres du circuit touchent la bande métallique.

Cet intervalle de temps a été trouvé d'environ $\frac{1}{10000}$ de seconde. D'un autre côté, la grenouille, comprise dans ce circuit, étant préparée comme à l'ordinaire et fixée dans le dynamomètre (*fig.* 2), on a pu reconnaître que le courant qui est passé à travers ses nerfs pendant cet intervalle de temps a été suffisant pour développer la contraction, telle qu'on l'aurait obtenue en employant un courant

continu. Il fallait aussi mesurer la quantité de zinc qui s'était oxydé dans la pile dans cet intervalle de temps : pour cela j'ai pris une pile formée d'une lame de zinc amalgamé et d'un fil de platine plongés dans l'eau de puits, et j'ai fait passer le courant dans une solution de nitrate d'argent, qui est un conducteur au moins aussi bon que les muscles de la grenouille. Après plusieurs heures je pesais la quantité d'argent qui s'est séparée sur le pôle négatif dans ce temps, ce qui me donnait la quantité de zinc qui s'est oxydée dans la pile. Ces expériences ont prouvé que quoique le circuit de la pile ne reste fermé que pendant $\frac{1}{10000}$ de seconde, l'excitation du nerf et ensuite la contraction normale ont eu lieu comme avec un courant continu, ce qui signifie qu'il faut encore moins de temps pour obtenir ces effets : dans cet intervalle, c'est-à-dire en $\frac{1}{10000}$ de seconde, 7 billionièmes de milligramme de zinc ont été oxydés dans la pile. Quoique ce nombre soit extrêmement petit, on ne trouvera pas de difficulté à admettre qu'il a été déterminé avec exactitude.

Si nous comparons maintenant le travail mécanique qui est produit par une contraction d'un gastrocnémien d'une grenouille et qui peut être déterminé, comme nous le verrons ensuite, avec une certaine approximation, à la quantité de travail qu'on aurait trouvé pour la même quantité de zinc, en se fondant sur l'*équivalent mécanique de la chaleur*, et supposant que dans notre expérience tout le zinc qui s'oxyde se transforme en électricité et celle-ci en force nerveuse et musculaire, on arrive à une conclusion qui théoriquement a une grande importance : c'est que la quantité de zinc qui, sous forme de courant, suffit pour exciter le nerf et pour produire une certaine quantité de travail musculaire, est au moins 27000 fois plus petite que celle qui devrait être employée, suivant les

principes de la théorie dynamique de la chaleur, pour obtenir dans une machine parfaite le même travail.

Quelle que soit l'hypothèse avec laquelle on essaye de s'expliquer la manière d'agir de l'électricité sur les nerfs, en comparant, par exemple, comme l'a fait M. du Bois-Reymond, l'irritation nerveuse à l'induction électro-magnétique, il n'est pas moins vrai que le travail musculaire de la contraction doit représenter une action chimique ou la consommation d'une quantité équivalente de *travail interne;* et s'il est vrai, comme je l'ai démontré avec l'expérience, que la force qui excite un nerf est très-petite en comparaison de celle qui se développe dans le sein du muscle par cette excitation, on est nécessairement amené à admettre qu'une action chimique doit avoir lieu dans le muscle lorsqu'il entre en contraction, et que cette action représente le travail musculaire.

Lavoisier, dans ses célèbres recherches sur la respiration, avait trouvé que cette fonction s'exerce avec une activité plus ou moins grande, suivant l'intensité du travail musculaire : l'homme ou le cheval respire moins, consomme moins d'oxygène dans les poumons lorsqu'il reste en repos ou à l'état de sommeil qu'en travaillant pour soulever un poids ou pour transporter plus ou moins rapidement son corps.

Si des rapprochements plus ou moins exacts ou de vagues analogies pouvaient suffire à la science, il y a longtemps que la relation entre la respiration et le travail musculaire serait démontrée en physiologie ; mais la science exigeait que l'expérience de Lavoisier fût complétée ; il fallait démontrer que des phénomènes analogues à ceux qui s'accomplissent dans la respiration pulmonaire ont lieu dans le muscle et que ces phénomènes s'exaltent dans l'acte de la contraction ; il fallait surtout, comme la science

le veut, mesurer ces phénomènes, représenter avec des nombres la relation qui existe entre la respiration et le travail des muscles, et mettre d'accord cette relation avec les théories de la mécanique et de la physique générale.

Voilà le sujet très-important, mais trop au-dessus de mes forces, que j'ai pris à étudier depuis quelque temps (1) : quoique bien loin de croire que les expériences que j'ai pu faire jusqu'ici soient aussi parfaites qu'elles devraient l'être, je crois néanmoins que les résultats obtenus méritent d'être décrits dans cette leçon avec l'étendue nécessaire.

Avant de vous parler des phénomènes chimiques qui accompagnent la contraction, je dois étudier d'abord l'action qu'exerce le tissu musculaire de la grenouille, prise autant que possible à l'état de vie, sur un volume d'air limité, dans lequel on le tient pendant un certain temps. Ce sujet, dont Spallanzani s'est occupé le premier dans ses célèbres expériences sur la respiration, a été étudié dans ces derniers temps par deux naturalistes d'Allemagne, M. Liebig fils et le savant physiologiste de Berne, M. Valentin.

Afin d'opérer sur des muscles à l'état de vie et encore doués d'irritabilité, il fallait renoncer aux muscles des mammifères ou des oiseaux, qui perdent très-rapidement après la mort cette propriété, et n'employer que des muscles de grenouille.

Un de ces muscles, tel qu'une cuisse ou un gastrocnémien, placé dans un espace limité d'air, absorbe une cer-

(1) Malgré d'autres travaux que j'ai dû achever et la nécessité d'acquérir dans certaines manipulations chimiques une habitude que je n'avais pas, je n'ai jamais cessé depuis de poursuivre et de compléter ces études, que je ne tarderai pas à faire paraître après les avoir rendues le moins imparfaites qu'il me sera possible.

taine quantité d'oxygène et exhale une certaine quantité d'acide carbonique; si on ne prolonge pas l'expérience au delà de 30 ou 40 minutes, le volume total de l'air ne souffre qu'une très-petite diminution et telle qu'on ne peut pas la mesurer rigoureusement. Cette action, que j'appellerai désormais *respiration musculaire*, augmente lorsqu'on fait absorber par la potasse ou par l'eau de chaux qu'on introduit dans la cloche où se trouvent les muscles, l'acide carbonique qui peu à peu est exhalé. L'intensité de cette respiration diminue proportionnellement au temps qui s'est écoulé après la mort de l'animal; il n'est pas vrai cependant, comme certains observateurs l'avaient cru, que la respiration musculaire cesse lorsque l'irritabilité s'est éteinte, et les nombreuses expériences de Valentin, ainsi que les miennes, démontrent que les phénomènes chimiques produits par le muscle sur l'air continuent longtemps après que le muscle a cessé de se contracter sous l'action des excitants : lorsque le muscle commence à s'altérer, l'absorption de l'oxygène et l'exhalation de l'acide carbonique augmentent de nouveau. Si le muscle encore doué d'irritabilité n'est tenu dans l'oxygène pur que pendant peu de temps, la quantité d'acide carbonique exhalée est peu différente et à peine plus grande que celle qui se produit dans l'air; mais en prolongeant cette expérience pendant quelques heures, la différence est plus grande, c'est-à-dire que la quantité d'acide carbonique exhalé dans l'oxygène est plus grande, surtout si on opère en présence de la potasse. Dans le gaz hydrogène, l'exhalation de l'acide carbonique a lieu au commencement avec la même intensité que dans l'air, mais elle ne tarde pas à diminuer, et si l'on se sert de muscles qui ont été tenus pendant un certain temps dans le vide, l'exhalation de l'acide carbonique diminue beaucoup, sans cesser entièrement.

J'ai mesuré la quantité d'oxygène absorbé et celle de l'acide carbonique exhalé par des muscles pris immédiatement après la mort de l'animal, privés de sang autant que possible et soumis à l'expérience pendant un temps très-court, qui a été dans le plus grand nombre des cas de 10 à 30 minutes et rarement une heure ; les résultats auxquels je suis arrivé s'accordent, avec une exactitude qu'on ne peut désirer plus grande dans des recherches de cette nature, avec ceux qu'ont obtenus MM. Regnault et Reiset dans leurs expériences sur la respiration des grenouilles. Ce résultat démontre que, chez ces animaux spécialement, les phénomènes chimiques de la respiration proprement dite sont dus presque entièrement à la respiration musculaire. On tire de là une preuve positive de la théorie généralement adoptée aujourd'hui sur la respiration, considérée comme le résultat des actions chimiques de la nutrition.

La respiration musculaire est sujette à de grandes variations, suivant qu'on opère sur des grenouilles prises à des époques plus ou moins rapprochées du moment dans lequel elles ont été pêchées, et par conséquent plus ou moins longuement soumises à l'inanition : à mesure que l'inanition se prolonge, les effets de la respiration musculaire diminuent proportionnellement. Je noterai enfin qu'en soumettant à l'expérience des muscles de grenouilles tuées avec de l'acide hydrosulfurique ou de l'acide sulfureux, qui, comme on le sait, agissent puissamment pour détruire l'irritabilité, on trouve aussi la respiration musculaire très-affaiblie.

Telles sont les connaissances plus générales et mieux établies que nous possédons sur la respiration des muscles vivants et en repos; voici maintenant le résultat auquel je suis arrivé par une longue série d'expériences en étu-

diant cette fonction sur les muscles en contraction : *pendant l'acte de la contraction, les phénomènes chimiques de la respiration musculaire deviennent plus intenses.*

Parmi les expériences qui m'ont servi à démontrer l'existence de ce phénomène et à le mesurer, je vais vous montrer, sinon la plus rigoureuse, celle du moins qui suffit à le rendre évident et qui peut être exécutée facilement devant vous.

Je mets dans chacun de ces deux flacons cylindriques égaux (*fig.* 29), de la capacité d'à peu près 100 centimètres cubes, un volume déterminé d'eau de chaux, 10 centimètres cubes environ, et immédiatement après j'y introduis cinq grenouilles fraîches et préparées à la manière de Galvani, c'est-à-dire réduites au bassin et aux membres inférieurs. Dans un des flacons, les cinq grenouilles sont suspendues à un nombre égal de crochets en fil de fer fixés à un bouchon de liége ; dans l'autre flacon, le bouchon (*fig.* 30) est traversé par deux fils de fer repliés horizontalement à la distance de 10 ou 15 millimètres entre eux, et les grenouilles sont fixées à ces fils par leur bassin. Je n'ai qu'à mettre les bouts externes de ces fils en communication avec les deux extrémités d'un petit appareil électro-magnétique, comme celui si connu de M. Froment, et à fermer le circuit de cet appareil avec un ou deux couples à la Daniell, pour éveiller des contractions très-violentes dans les grenouilles. Je continue l'expérience pendant 4, 6 ou 8 minutes au plus, c'est-à-dire pendant tout le temps que les contractions continuent à être suffisamment énergiques. Pour cela il est bon de ne fermer le circuit de l'appareil qu'à des intervalles qui doivent être fort courts dans les premières minutes, deux ou trois fois par seconde ; il faut ensuite augmenter la longueur de ces intervalles peu à peu, pour donner aux muscles un certain repos. Après le temps fixé,

j'enlève les grenouilles, je bouche hermétiquement les flacons et j'agite l'eau de chaux. On aperçoit tout de suite une différence très-marquée entre les deux liquides, c'est-à-dire que le précipité est abondant dans l'eau de chaux du flacon où les grenouilles se sont contractées, et beaucoup moindre ou presque nul dans l'autre flacon ; dans tous les deux, le précipité est soluble avec un excès d'acide carbonique.

Pour avoir une certaine mesure, bien qu'imparfaite, de la différence des deux précipités, je filtre rapidement les liquides, qui ont toujours la réaction alcaline de l'eau de chaux, et je détermine le nombre de gouttes d'une solution titrée d'acide hydrochlorique nécessaire pour les neutraliser ; il est évident qu'il faut moins de cet acide pour le liquide dans lequel il s'est formé du carbonate de chaux en plus grande quantité.

Pour déterminer avec exactitude la différence dans la composition de l'air des deux flacons, on ouvre ces flacons sous le mercure pour recueillir les gaz et puis les analyser. Une analyse eudiométrique, qui est terminée en moins d'une heure, fait voir que dans le flacon dans lequel les contractions eurent lieu, il y a moins d'oxygène et plus d'acide carbonique que dans l'air contenu dans l'autre flacon.

Pour procéder rigoureusement dans l'étude de ce phénomène, on commence par placer les grenouilles préparées dans une cloche de verre graduée et renversée sur le mercure. On détermine d'abord le volume de l'air contenu dans les cloches, on introduit ensuite les grenouilles et on fait contracter celles qui se trouvent dans une des cloches, laissant en repos celles qui sont dans l'autre ; pour obtenir les contractions on emploie deux fils de fer couverts de vernis et renfermés dans un tube de verre, qui sortent du

mercure par une extrémité et qui par l'autre sont enfilés dans le bassin des grenouilles préparées. Les contractions étant finies, on enlève les grenouilles, on mesure de nouveau le volume de l'air, et on termine l'expérience par l'analyse ordinaire, en absorbant l'acide carbonique avec un morceau de potasse laissé pendant douze heures sous la cloche, et en déterminant ensuite l'oxygène du gaz qui reste avec l'eudiomètre à mercure.

Voici les nombres obtenus dans deux expériences comparatives : cinq grenouilles préparées, comme nous l'avons décrit, et qui pesaient $34^{gr},300$, laissées pendant une heure sous la cloche dans un volume d'air d'environ 80 centimètres cubes et en repos absorbèrent $1^{cc},075$ à zéro et $0^{m},760$, c'est-à-dire $0^{gr},00152$ d'oxygène, et dégagèrent $0^{cc},907$ ou $0^{gr},00178$ d'acide carbonique. Cinq autres grenouilles qui pesaient $34^{gr},200$, qu'on a fait contracter, de la manière que nous avons décrite, quinze à vingt minutes, en renouvelant de temps en temps le passage du courant, et laissées comme les autres pendant une heure dans un volume égal d'air, absorbèrent $2^{cc},723$ ou $0^{gr},00386$ d'oxygène, et dégagèrent $2^{cc},508$: ou $0^{gr},00494$ d'acide carbonique. Dans les deux cloches le volume de l'air n'avait pas sensiblement changé. En laissant pendant un temps plus long les grenouilles sous la cloche, on observe une diminution du volume total de l'air qui, dans le plus grand nombre des cas, m'a paru plus grande dans la cloche où les muscles restaient en repos.

L'augmentation de la respiration musculaire pendant la contraction étant bien établie, voici les conclusions principales des expériences nombreuses avec lesquelles j'ai tâché d'analyser ce fait fondamental en physiologie :

1° Sous l'influence de la contraction, les phénomènes chimiques de la respiration musculaire deviennent plus

intenses ; cette augmentation, suivant la moyenne d'un grand nombre d'expériences, qui s'accordent suffisamment entre elles, quoique faites dans des circonstances diverses, est représentée par un excès de $1^{cc},269$ ou de $0^{gr},0018$ d'oxygène absorbé et un excès de $1^{cc},126$ ou de $0^{gr},00221$ d'acide carbonique dégagé pour 34 grammes de muscles de grenouilles récemment préparées. Il faut noter que ces nombres, qui représentent l'excès de la respiration musculaire dans la contraction, ne changent pas avec le temps plus ou moins long de l'expérience, comme cela doit être, puisque la durée des contractions un peu fortes ne se prolonge jamais au delà d'un certain temps, qui est de dix ou quinze minutes dans un espace limité d'air, comme celui dans lequel j'opère.

2° J'ai trouvé pour les muscles des grenouilles préparées à la manière ordinaire et laissés en repos, que les effets chimiques de la respiration musculaire, rapportée à l'unité de temps et de poids de l'animal, n'étaient pas différents de ceux que MM. Regnault et Reiset ont trouvés pour les grenouilles entières. Si on considère que la quantité de sang dont les muscles des grenouilles préparées restent imbibés doit être bien petite, on trouvera dans ce fait une preuve directe de la théorie de la respiration considérée comme le résultat des actions chimiques de la nutrition.

3° Dans le plus grand nombre de mes expériences sur la respiration musculaire, tentées soit sur des muscles maintenus en contraction, soit sur des muscles laissés en repos, j'ai trouvé qu'il y avait un léger dégagement d'azote ; mais ce n'est que par des recherches ultérieures que je pourrai déterminer rigoureusement la quantité de l'azote ainsi dégagé.

Je décrirai encore quelques autres résultats qui serviront à faire mieux comprendre les phénomènes chimi-

ques de la respiration musculaire et l'exaltation de cette fonction sous l'influence de la contraction.

Un de ces résultats consiste dans la plus grande quantité d'acide carbonique qu'on trouve dans les muscles des grenouilles lorsqu'ils ont été en contraction pendant un certain temps. Ce résultat peut être mis en évidence en employant simplement de l'eau de chaux pour reconnaître l'acide carbonique. A cet effet on introduit dans les deux flacons déjà décrits des muscles préparés en même temps, et dont quelques-uns ont été en repos et d'autres maintenus pendant cinq ou six minutes en contraction. Pour mieux mesurer cette différence je plaçais les muscles dans une atmosphère de gaz hydrogène sur le mercure.

Un autre résultat qui mérite d'être signalé est la diminution des effets chimiques de la respiration musculaire dans les muscles qui ont été soumis à la contraction pendant longtemps et laissés ensuite en repos en présence de la potasse, pour absorber tout l'acide carbonique qui s'est développé et dont ces muscles sont imbibés. Ces muscles, comparés avec d'autres qui ont été placés dans les mêmes circonstances, et qui n'en diffèrent que parce qu'on les a laissés constamment en repos, absorbent moins d'oxygène et dégagent moins d'acide carbonique que les derniers.

Je vous dirai enfin que j'ai mis tous les soins possibles pour priver entièrement les muscles des grenouilles d'acide carbonique, et pour cela je laissai pendant quelques heures ces muscles dans le gaz hydrogène pur, et ensuite je les mis dans une cloche remplie de mercure et entourée du vide de la machine pneumatique et de nouveau dans l'hydrogène et dans le vide : quelques-uns de ces muscles étaient placés après sous une cloche pleine de gaz hydrogène, renversée sur le mercure et laissés en

repos, et d'autres placés de la même manière étaient mis en contraction.

Dans ces cas aussi il y eut dégagement d'acide carbonique dans les deux cloches, bien qu'en quantité beaucoup moindre qu'avec les muscles à l'état naturel, et ce dégagement fut trouvé plus grand pour les muscles soumis à la contraction.

Ce dernier résultat me paraît prouver que l'oxygène absorbé par la fibre musculaire entre dans une combinaison, que nous ne connaissons pas encore, pour se transformer ensuite, pendant que s'opère la nutrition et sous l'influence de la contraction, en acide carbonique qui se dégage en partie et qui en partie est absorbé par la substance du muscle.

Comme conséquence de la relation trouvée entre les effets chimiques de la respiration musculaire et la contraction, je dois rappeler ici l'influence de certains milieux gazeux différents de l'air atmosphérique, sur la durée de l'irritabilité musculaire après la mort. Humboldt découvrit le premier cette influence, qui fut ensuite confirmée par Nysten et par d'autres physiologistes et récemment encore par M. Liebig jeune. On sait qu'une petite quantité d'acide sulfureux ou d'acide hydrosulfurique suffit pour détruire rapidement l'irritabilité musculaire, et déjà je vous ai dit que la respiration musculaire est aussi fortement diminuée dans les muscles des grenouilles tuées au moyen de ces gaz; rappelons ici que le pouvoir électromoteur des muscles diminue aussi par la même cause. Dans l'hydrogène pur et dans l'acide carbonique l'irritabilité s'éteint plus vite que dans l'air, et on voit les muscles soustraits à l'influence de ces gaz au moment où leur irritabilité commençait à diminuer, la recouvrer par le contact de l'air ou de l'oxygène. On comprend également

pourquoi, dans un volume limité de gaz oxygène, l'irritabilité musculaire se conserve plus longtemps que dans un volume égal d'air.

Un autre fait que j'ai vérifié souvent et qui se trouve d'accord avec les conclusions de nos expériences sur la respiration musculaire, c'est la plus grande durée de l'irritabilité des muscles si on les fait contracter de temps en temps en les maintenant dans un volume limité d'air en contact avec de la potasse, par rapport à d'autres muscles placés dans les mêmes conditions et également irrités, mais sans être en présence de la potasse, ou bien tenus dans un flacon très-étroit. La potasse absorbe l'acide carbonique, qui sans cela pénètre dans le muscle et empêche l'action de l'oxygène d'arriver à la fibre musculaire. On dirait que la potasse s'oppose à l'état qu'on pourrait appeler d'asphyxie musculaire.

Après vous avoir exposé les résultats que je considère comme les plus importants de mes expériences sur la respiration des muscles sous l'influence de la contraction, il me reste à vous faire connaître quelques applications, quoique en partie hypothétiques, qu'on peut faire de ces résultats à la physiologie. Une hypothèse par laquelle on essaye d'expliquer la contraction musculaire et qui se fonde sur des analogies fournies par la physique, doit être considérée comme un notable progrès des doctrines physiologiques.

Je rappellerai d'abord aussi brièvement que possible les principes de la théorie dynamique de la chaleur et de la transformation des actions chimiques en quantités équivalentes de chaleur et de force vive. Depuis longtemps la mécanique rationnelle a démontré le principe des forces vives et a fondé ainsi la théorie générale des moteurs : on ne peut imaginer une machine ou une combinaison quel-

conque de corps et des forces qui produise un travail utile ou qui puisse vaincre une résistance sans la condition d'introduire dans cette machine une quantité correspondante de travail moteur; dans une machine, quelle qu'en soit la complication, on gagne toujours en vitesse ce qu'on perd en force, et *vice versâ;* dans toute machine en mouvement le travail moteur et le travail de la résistance s'égalisent dans le même espace de temps : voilà tout autant de vérités qui ne sont plus méconnues que par ceux qui cherchent ou s'imaginent avoir trouvé le mouvement perpétuel. Si donc on ne peut dans la nature créer ni force ni mouvement, on ne peut non plus détruire la force ou le mouvement. Dans les ouvrages de mécanique on se contente, en parlant du choc et du frottement des corps, de dire en général que les forces se dispersent dans ces cas sous la forme de mouvements vibratoires, qui se transmettent de proche en proche aux corps voisins de la machine et finissent par se perdre dans la masse totale de la terre. Il appartenait à la physique de donner de ces effets du choc et du frottement une explication plus conforme aux faits et aux principes mêmes de la mécanique. Les expériences de Rumford sur la chaleur développée par la percussion et le frottement, et surtout celles de Davy de deux disques de glace qu'on fait frotter l'un contre l'autre dans un milieu dont la température est inférieure à zéro et qui en partie se changent en eau liquide, sont, même de nos jours, le meilleur fondement que nous ayons de la théorie dynamique de la chaleur. Nous ne pouvons pas ici nous étendre sur les travaux théoriques avec lesquels Seguin, Grove, Meyer, Thomson, Clausius, etc., ont perfectionné cette théorie, ni vous décrire les expériences importantes de Despretz, de Joule, de Regnault, de Favre, etc., qui ont encore plus contribué à faire admettre le principe et les

conséquences de cette théorie. Bornons-nous à dire qu'il résulte d'un grand nombre d'expériences suffisamment conformes entre elles et fondées sur des principes et des méthodes différents, que la quantité de chaleur capable d'élever d'un degré centigrade un kilogramme d'eau peut se transformer dans une quantité de travail mécanique exprimée par 423,542 kilogrammètres, ou être développé par la consommation de cette même quantité de travail.

On a ajouté ensuite que lorsqu'une certaine action chimique avait lieu au sein d'une pile voltaïque, la chaleur totale développée par cette pile, c'est-à-dire la somme de la chaleur du circuit et de la chaleur de l'action chimique de la pile était constante et égale à la chaleur développée par la même action chimique, indépendamment de tout courant électrique. On a été ainsi amené à considérer le courant électrique comme un mouvement qui transmet intégralement dans les différentes parties d'un circuit voltaïque les forces d'affinité et de chaleur qui sont engendrées par les actions chimiques de la pile.

Mais le courant électrique, outre la chaleur, peut aussi produire du mouvement, comme on le voit dans les moteurs électro-magnétiques : on pouvait donc chercher si dans ces moteurs les mêmes principes de la théorie dynamique de la chaleur se vérifient, et les résultats qu'on devait obtenir étaient d'autant plus importants qu'on se mettait sur la voie de rattacher à cette même théorie le phénomène de l'induction électro-dynamique, c'est-à-dire un phénomène dans lequel l'électricité et le mouvement sont nécessairement liés par une action à distance. Certainement cette partie de la science n'est pas aussi avancée qu'on pourrait le désirer ; mais c'est déjà un grand pas qu'on a fait en ayant démontré avec des expériences bien exécutées, comme paraissent être celles de M. Leroux, que pour

mettre en mouvement avec une vitesse donnée une machine électro-magnétique, il faut une quantité de travail plus grande lorsque cette machine travaille, le circuit des spirales induites étant fermé, que dans le cas où elle travaille *à vide*, et qu'en recueillant la chaleur développée par les courants induits, on pouvait s'expliquer la force perdue ou plutôt transformée, en prenant pour l'équivalent mécanique de la chaleur 458 kilogrammètres, c'est-à-dire un nombre très-peu différent et qu'on pourrait même dire identique avec celui que nous avons rapporté, déduit d'autres expériences faites sans l'interven tion de l'électricité. M. Favre, de son côté, en mesurant la chaleur totale dégagée par l'équivalent de zinc dissous dans une pile, a trouvé que si le courant était employé à l'aide d'une machine électro-magnétique à soulever un poids, la chaleur était moindre, d'une quantité équivalente au travail mécanique produit.

Pour vous faire saisir bien nettement ces résultats, je vous décrirai une expérience qui, quoique idéale, devrait néanmoins se réaliser avec les résultats que nous supposerons, parce qu'ils sont une conséquence de la théorie. Supposons avoir trois piles semblables, dont les circuits sont choisis de manière que le courant ait dans tous la mêm intensité ; que le premier des circuits soit entièrement fermé par un fil métallique ; le second par un fil métallique interrompu dans l'eau acidulée, qui sera décomposée par le courant, et que le troisième comprenne un moteur électro-magnétique dont tout le travail mécanique devrait consister à faire mouvoir une roue à palettes au milieu d'une masse fluide limitée pour engendrer de la chaleur par le frottement ; supposons encore que chacun de ces circuits soit renfermé pendant le même temps avec sa pile dans un calorimètre, et qu'enfin un artifice physique ou

chimique, qu'il n'est pas impossible d'imaginer, enflamme le mélange gazeux qui se forme dans le second circuit. Selon les principes que nous avons exposés, on devra trouver la même quantité de chaleur recueillie dans les trois calorimètres.

Résumons donc de la manière la plus générale possible les principes de la théorie dynamique de la chaleur, qui forment, malgré les imperfections et les lacunes qui restent encore à combler, un des plus grands progrès de la physique moderne. Dans la machine à vapeur comme dans les moteurs électro-magnétiques, par la force élastique de la chaleur comme par les actions électriques à distance, les combinaisons chimiques sont des sources de chaleur et de force vive; ces deux effets peuvent être représentés l'un par l'autre, de telle façon qu'une action chimique donnée peut être mesurée ou par *des unités de chaleur*, ou par un nombre de kilogrammes soulevés à la hauteur d'un mètre; dans chaque combinaison chimique on consume une quantité déterminée de *tension* ou d'*énergie potentielle*, comme l'appellent des géomètres anglais, et on engendre de la chaleur et de la force vive; dans les cas où nous voyons des effets mécaniques ou calorifiques très-grands engendrés par des forces évidemment trop petites en comparaison, comme par exemple l'embrasement d'une grande quantité de poudre ou d'un mélange de gaz explosif par l'effet de très-faibles étincelles, on doit tenir compte des forces chimiques ou des forces d'attraction et de répulsion préexistantes, que cette petite cause extérieure n'a fait qu'exciter.

Reprenons maintenant notre sujet et tâchons d'y appliquer les connaissances que nous avons acquises par cette digression dans la sphère la plus élevée de la physique générale. Lorsqu'on réfléchit sur les actions chimiques

qui ont lieu incessamment dans toutes les parties d'un animal vivant, qui peut être regardé en même temps comme un foyer de chaleur, une pile voltaïque et une machine locomotive, on a raison de présumer que la théorie dynamique de la chaleur pourrait être appliquée avec succès à la machine animale. En effet, en lisant la description d'une des expériences du docteur Chossat sur un animal mort par inanition, dans laquelle on trouve que le gras et les muscles ont presque entièrement disparu, tandis que les nerfs et la moelle épinière ont à peine diminué de poids, on est vraiment tenté de comparer ces résultats à celui d'une machine électro-magnétique dont le circuit est resté fermé trop longtemps sans avoir renouvelé le zinc et les acides de la pile.

Nous n'essayerons pas de nous élever jusqu'à certaines questions de physique animale, qui nous paraissent encore trop au-dessus de l'état actuel de la science, et nous nous contenterons d'essayer nos forces sur un sujet que l'expérience a un peu éclairci. Nous savons que le passage de l'électricité dans un nerf excite la contraction musculaire et produit une certaine quantité de travail mécanique : d'un autre côté, nous avons vu qu'il n'y a pas de contraction sans l'exaltation correspondante de la respiration musculaire. Voici donc la question que nous tâcherons de résoudre : dans l'animal, considéré comme machine, *animal engine*, comme disent les Anglais, quel est le rapport entre le travail théorique et le travail qui est effectivement produit?

Evidemment la partie la plus difficile du problème est la détermination de la quantité du travail mécanique qui est produite par une contraction d'une grenouille. J'ai déjà décrit dans la première leçon un appareil (*fig.* 2), avec lequel on peut mesurer la hauteur à laquelle est sou-

levé un petit poids attaché à la patte d'une grenouille. Mais les résultats ainsi obtenus, utiles pour des recherches comparatives sur l'action physiologique du courant, ne pouvaient pas fournir la mesure du travail mécanique absolu d'une contraction, parce qu'en faisant contracter en même temps tous les muscles de cet animal, il y a beaucoup d'efforts musculaires opposés et qui se détruisent entre eux. En effet, si on coupe à une grenouille fixée dans cet appareil (*fig.* 2) les tendons des muscles antérieurs des cuisses, on verra dans l'acte de la contraction le poids soulevé à une hauteur plus grande que celle à laquelle il s'était élevé avant qu'on eût coupé les muscles. Il fallait donc, pour avoir la mesure du travail mécanique d'une contraction, employer un seul muscle, dont toutes les fibres fussent autant que possible parallèles à son axe.

M. Helmholtz, qui a fait des recherches importantes, comme je l'ai déjà dit, sur la vitesse de propagation de l'action nerveuse, a eu l'occasion de faire contracter un gastrocnémien de grenouille, et les nombres qu'il a obtenus pourraient fournir les données nécessaires pour la détermination du travail mécanique d'une contraction de ce muscle. Malheureusement pour le but que nous nous proposons, M. Helmholtz tenait un poids de 180 grammes attaché au gastrocnémien qui était soulevé pendant la contraction. On sait d'ailleurs, et c'est, je crois, M. Schwan qui le premier l'a trouvé, que le travail mécanique d'une contraction croît, dans certaines limites, avec le poids attaché au muscle ; d'où il résulte, et il ne pouvait en être autrement, que plus le poids est grand, plus vite le muscle se fatigue et sa force contractile s'éteint. Il arrive aussi, suivant M. Helmholtz, que plus le poids attaché au muscle est grand, plus grand aussi est le temps néces-

saire au muscle pour développer la contraction, comme si en effet une plus grande action chimique devait précéder la contraction. Je crois inutile de rapporter ici les nombreuses expériences par lesquelles j'ai vérifié cette proposition de M. Schwan, et je me borne à vous dire qu'ayant mesuré avec mon appareil la hauteur à laquelle fut soulevé un poids de 100 grammes attaché à un gastrocnémien, j'ai trouvé des nombres assez d'accord avec ceux de M. Helmholtz. Voici quelques-uns de ces nombres qu'il nous importe de connaître. Avec un poids de 100 grammes le soulèvement a été de $0^{mm},84$; avec un poids de 70 grammes l'élévation a été de $1^{mm},130$; de $1^{mm},270$ avec 40 grammes, et enfin de $1^{mm},412$ avec un poids de 10 grammes. M. Helmholtz, qui s'est servi d'un poids de 180 grammes, a trouvé un soulèvement qui a varié pendant un certain nombre de contractions successives de $0^{mm},88$ à $0^{mm},65$. J'ajouterai encore que j'ai plusieurs fois vérifié avec une exactitude suffisante les nombres que j'ai rapportés, à la condition cependant d'opérer sur des grenouilles pêchées en même temps et à peu près égales en vigueur et en poids. Il était donc important d'employer, pour les recherches sur la mesure de la contraction, des grenouilles égales à celles employées dans les expériences sur la respiration musculaire. Je dois noter aussi que, comme dans ces expériences les muscles se contractaient sans soulever aucun poids, il est naturel d'admettre que le travail mécanique d'une contraction dans ces conditions aurait été un peu moindre que celui que j'ai dû adopter et que j'ai obtenu ayant un poids de 10 grammes attaché à un gastrocnémien : il aurait été préférable d'employer un poids plus petit ou même de n'en employer aucun; mais alors les effets de la contraction deviennent irréguliers, ce qui n'a plus lieu avec le poids de 10 grammes

attaché au muscle, ou mieux avec des poids plus forts. J'ai donc dû adopter comme quantité de travail mécanique d'une contraction d'un gastrocnémien de grenouille qui pesait $0^{gr},320$ et auquel on avait attaché un poids de 10 grammes et qui s'est élevé de $1^{mm},412$, le nombre 0,00001457 kilogrammètres. Il restait à déterminer le nombre de ces contractions obtenues dans un temps donné : je pense qu'on n'est pas trop éloigné de la vérité en admettant qu'un gastrocnémien de grenouille, qui doit soulever un poids de 10 grammes, peut se contracter trois fois en une seconde pendant dix minutes, ou dix-huit cents fois dans ce temps. La quantité totale de travail musculaire de dix gastrocnémiens pendant dix minutes est donc représentée par 0,2622 kilogrammètres.

Cherchons maintenant à connaître la quantité d'oxygène consumée par dix gastrocnémiens en contraction pendant dix minutes, pour en déduire ensuite ce que j'ai appelé *travail théorique*. Nous arriverons à cela en partant de la quantité d'oxygène consumée par les cinq grenouilles préparées. Nous avons dit que l'équivalent mécanique de la chaleur adopté généralement était 423,542 kilogrammètres ; d'un autre côté, suivant les expériences de MM. Favre et Silbermann, 1 kilogramme d'oxygène qui s'unit au carbone pour former de l'acide carbonique développe 3030 calories. D'où il résulte que $0^{gr},001802$, qui est l'excès de l'oxygène consumé par cinq grenouilles préparées en contraction pendant dix minutes et transformé en acide carbonique, représente une quantité de travail mécanique égale à 2,3125 kilogrammètres. Il nous reste à connaître le rapport des poids des dix gastrocnémiens avec le poids des cinq grenouilles préparées, diminué du poids des os : ce rapport, que j'ai vérifié plusieurs fois, est en moyenne de 1 : 7,76. Par conséquent, la quantité de

travail mécanique que nous avons appelé *travail théorique* serait égale à 0,2980 kilogrammètres; nous avons vu que le travail musculaire trouvé au moyen de l'expérience était 0,2620 kilogrammètres.

Je ne m'appuierai pas beaucoup sur l'accord suffisant de ces deux nombres, qui représentent le travail effectif et le travail théorique de la contraction, et au contraire je m'empresse de reconnaître qu'il y a bien des imperfections dans mes données et surtout dans la détermination du travail mécanique d'une contraction, parce que je n'ai pas tenu compte de la quantité de chaleur développée dans la contraction. Il y aurait à présenter à ce sujet des considérations analogues à celles qu'on a fait valoir avec raison en faveur de la théorie qui attribue la cause de la chaleur animale aux actions chimiques de la nutrition. Dans l'ignorance où nous sommes encore de toutes les transformations chimiques qui ont lieu dans la nutrition, dont nous ne connaissons que le premier et le dernier terme, on ne peut pas s'attendre à trouver l'accord parfait entre la chaleur qui est développée dans un animal et la chaleur que j'appellerai aussi théorique.

Néanmoins on doit admettre, comme on le fait pour la chaleur animale et comme suffisamment fondé sur l'expérience, qu'il y a une relation intime entre l'exaltation de la respiration musculaire pendant la contraction et la force qui se développe dans les muscles; que dans les machines animales comme dans celles mises en mouvement par la chaleur et par l'électricité, la production de la force vive est soumise aux mêmes lois mécaniques, et que dans les premières, comme déjà on l'avait soupçonné, la quantité de travail obtenu d'une certaine action chimique se rapproche, plus que dans toutes les autres machines, de la quantité de travail théorique.

Je n'ai pas encore fini de passer en revue tous les éléments de la question qui nous occupe, et j'ai déjà remarqué qu'il fallait tenir compte de la chaleur développée pendant la contraction. Cette détermination forme un sujet de recherches très-difficiles, et nous nous contenterons pour le moment de vous prouver qu'il y a vraiment de la chaleur développée dans la contraction indépendamment de la plus grande activité de la circulation du sang dans le muscle contracté. M. Becquerel a démontré le premier, par des expériences très-délicates faites sur les muscles de l'homme, que la température du tissu musculaire est plus élevée que celle du tissu cellulaire qui l'entoure, et que pendant la contraction cette température peut s'élever jusqu'à 1 degré centigrade au-dessus de celle du même muscle en repos. Mais puisque la circulation du sang est plus active dans un muscle lorsqu'il se contracte, l'effet trouvé par M. Becquerel, et en général l'augmentation de la chaleur par l'exercice, peut s'attribuer au sang lui-même, qui est plus chaud que le tissu musculaire. En effet M. Becquerel avait observé qu'il suffisait de comprimer même légèrement une grosse artère pour abaisser immédiatement la température du membre dans lequel le sang de cette artère se distribue. De la même manière on peut s'expliquer le fait découvert par M. Bernard de l'échauffement de l'oreille d'un chien ou d'un lapin après avoir coupé le filet sympathique qui réunit les ganglions cervicaux, et le retour à la température ordinaire lorsqu'on excite l'extrémité inférieure de ce filet. Dans le premier cas l'oreille se gorge de sang et on voit la circulation capillaire reprendre son activité par l'excitation du nerf. Il restait donc à démontrer s'il y a réellement développement de chaleur dans un muscle par la simple contraction et indépendamment de l'afflux d'une nouvelle quantité

de sang. Voici l'expérience qui répond à cette question. Au milieu des cinq grenouilles préparées à la manière ordinaire et placées dans un flacon, comme dans l'expérience de la contraction, on fixe le réservoir cylindrique d'un thermomètre très-délicat, sur lequel je pouvais lire avec une lunette et sans incertitude le vingtième d'un degré centigrade. Un thermomètre semblable est placé dans un autre flacon à côté de celui des grenouilles. On attend un certain temps pour que la température soit fixe : le thermomètre qui était enveloppé par les muscles a marqué en diverses expériences de 0°,50 à 0°,65 au-dessus de la température de l'air, qui était de + 12° à + 13° C. Pour exciter la contraction et éviter tout échauffement sensible qui pourrait être produit par le passage du cou rant, je me servais d'un seul élément de Daniell, et les crochets auxquels les grenouilles étaient suspendues étaient faits avec un gros fil de cuivre. J'ai trouvé dans quatre expériences faites sur des grenouilles, qui n'étaient pas très-vivaces, qu'en faisant contracter leurs muscles d'une manière interrompue pendant huit ou dix minutes, la température s'élevait de 0°,20 puis de 0°,40 jusqu'à 0°,50 où elle s'arrêtait au moins pendant dix autres minutes. En laissant l'appareil dans le même état, j'ai pu répéter le passage du courant sur les mêmes grenouilles après une heure, après dix, et après vingt heures. Après une heure je ne vis plus qu'une augmentation de 0°,15 sous l'influence de la contraction, qui était très-affaiblie, et après douze et vingt heures on n'apercevait plus aucun changement.

Je puis vous rendre témoins de ce résultat en substituant au thermomètre le galvanomètre et deux couples thermo-électriques opposés. Je prends deux de ces couples, bismuth et antimoine, terminés en pointes très-fines, et j'unis les deux fils du galvanomètre aux éléments de

bismuth des deux couples, tandis que les éléments d'antimoine communiquent entre eux (*fig.* 14); je coupe à moitié une grenouille préparée et je fixe dans chacune des cuisses l'aiguille thermo-électrique. Lorsque l'aiguille du galvanomètre est à zéro, je fais contracter une des cuisses en irritant son nerf par un courant électrique interrompu : à l'instant l'aiguille du galvanomètre dévie et nous montre que la température de la cuisse qui se contracte est devenue plus élevée que celle de la cuisse en repos.

Au point de vue de la théorie il y a peut-être quelque intérêt à vous dire que j'ai répété ces expériences après avoir étroitement lié avec un ruban les muscles des grenouilles, pour que sous l'influence de l'excitation électrique leurs mouvements ne pussent avoir lieu. Avec cette préparation l'élévation de température a été moindre que celle que j'avais trouvée dans les muscles laissés en liberté ; je me suis assuré, par le précipité qui se fait dans l'eau de chaux en contact des muscles ainsi liés et soumis à l'action du courant, que l'exhalation de l'acide carbonique est moindre que pour les muscles qui se contractent librement. Il est probable que cette préparation des muscles augmente la quantité d'acide carbonique qui est absorbée par le tissu musculaire, ce qui doit affaiblir et arrêter bientôt les contractions.

Il est donc démontré que la contraction musculaire développe de la chaleur indépendamment du concours du sang.

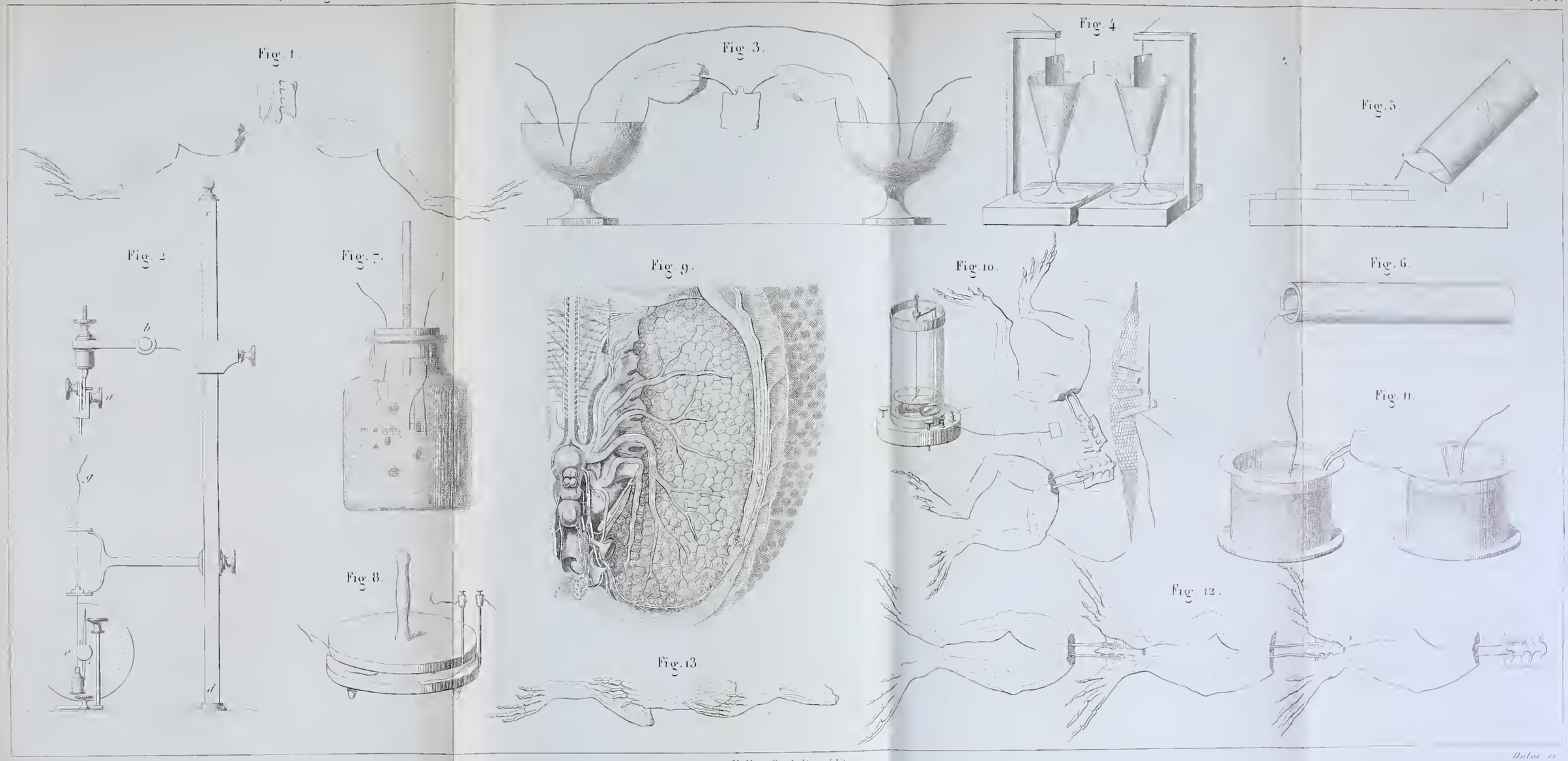
Il me reste, avant d'achever cette leçon, à ajouter quelques considérations générales et en grande partie hypothétiques sur le mécanisme de la contraction musculaire et sur la transformation de la force nerveuse.

Quel que soit l'état d'un nerf excité ou apte à réveiller la contraction musculaire, l'expérience nous a appris

que la cause qui détermine cette excitation n'est pas en rapport avec la grandeur de l'effet mécanique qui en résulte. Nous déduisons de cela que la cause qui excite un nerf et réveille la contraction musculaire agit comme l'étincelle qui enflamme une masse de poudre ou de mélange explosif. L'énergie potentielle, qui dans ces cas se transforme en force vive et se consume sous cette forme, réside dans les actions chimiques mises en jeu par une espèce de choc qui opère sur des combinaisons existantes dans un état d'équilibre instable. L'excitation du nerf aurait donc pour effet d'augmenter les actions chimiques de la respiration musculaire et de produire ainsi la force du muscle, de la même manière que dans la théorie de la pile on considère l'action chimique comme la cause du courant électrique. Il y aurait ici à rechercher sous quelle forme l'action chimique de la respiration musculaire agit pour produire la contraction du muscle. Il paraît conforme à toutes les analogies qui résultent des connaissances que nous avons acquises dans cette leçon, de supposer que les actions chimiques de la respiration musculaire se transforment d'abord en électricité, qui produit à son tour la contraction. Je n'ai pas la prétention de vous montrer une expérience qui sert à appuyer cette hypothèse; je veux seulement vous faire voir une manière d'agir de l'électricité qui donne une image du phénomène de la contraction. Imaginons une grosse spirale électro-dynamique (*fig.* 28) placée verticalement sur une table; une espèce de chapelet formé d'un certain nombre de petits cylindres de fer liés entre eux par un morceau de spirale très-fine de laiton est suspendue dans l'axe de la spirale électro-dynamique. L'extrémité supérieure de ce chapelet est fixée à une pince, et l'inférieure est attachée avec un crochet à un fil de soie qui s'enroule autour d'une petite

poulie. Je me sers dans cette expérience du même dynamomètre (*fig.* 2) que nous avons employé dans les expériences sur la contraction musculaire de la grenouille et je ne fais que substituer au muscle le petit chapelet de fer. Faisons passer dans la spirale un courant de huit ou dix éléments de Grove et ouvrons et fermons successivement le circuit. Nous verrons le chapelet se racourcir lorsqu'on ferme le circuit et reprendre sa longueur lorsqu'on l'ouvre, tout à fait comme un muscle placé dans les mêmes conditions et dont le nerf est soumis à l'action d'un courant interrompu. Peut-être un jour cette expérience sera-t-elle plus qu'une simple image du phénomène de la contraction musculaire.

FIN DE LA CINQUIÈME ET DERNIÈRE LEÇON.



Imprimerie de Bachelier à Paris
Mallet-Bachelier, éditeur.
Dulos sc.

Fig. 5.

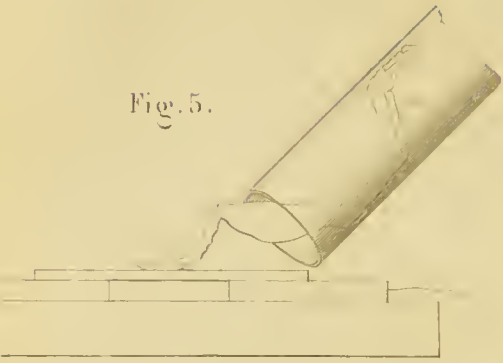
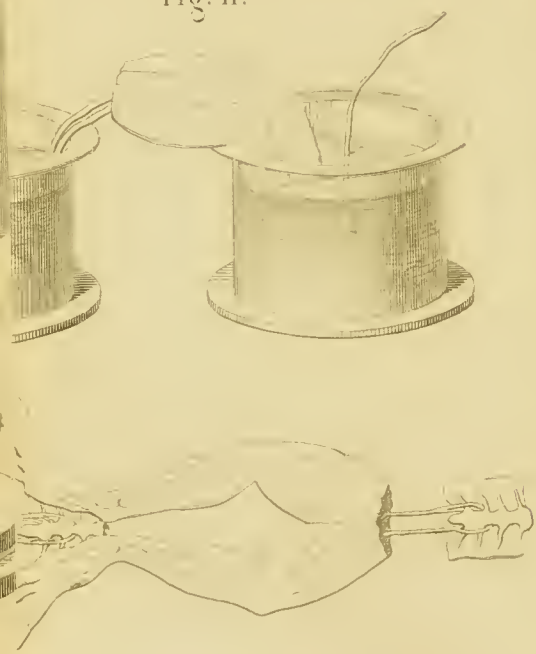


Fig. 6.

Fig. 11.



Dulos sc

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

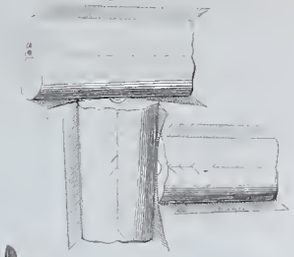


Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

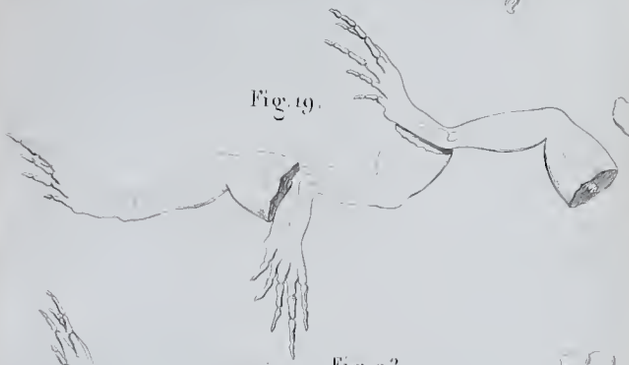


Fig. 20.

Fig. 21.

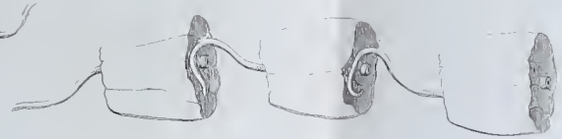


Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 24.

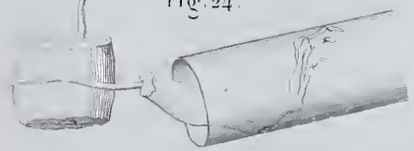


Fig. 25.

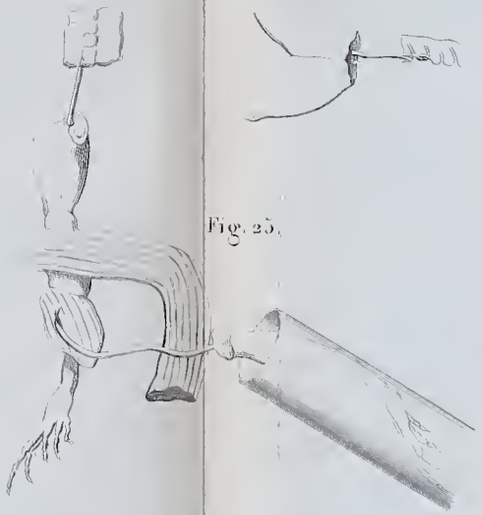


Fig. 26.

Fig. 27.

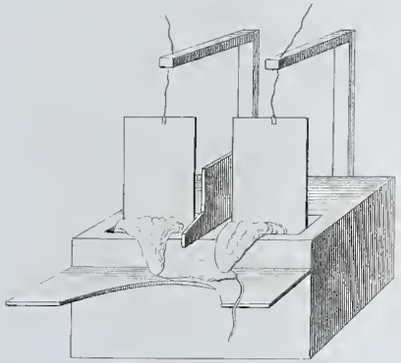


Fig. 28.

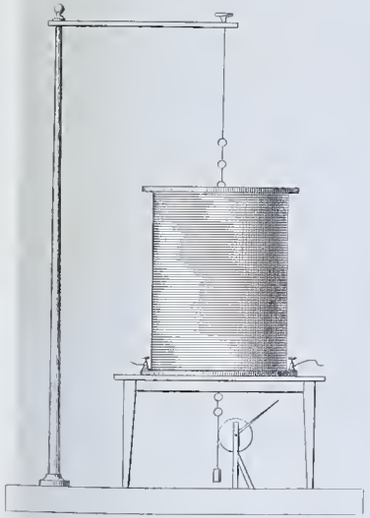


Fig. 29.

Fig. 30.

Lemercier imp. de la Bucherie à Paris.

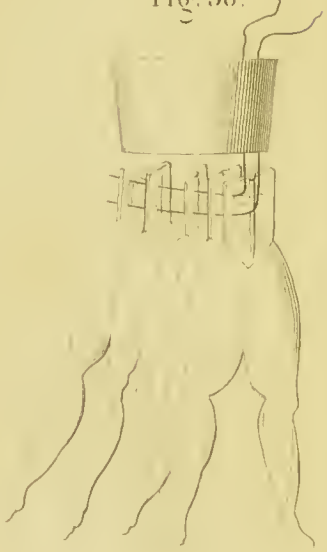
Mallet-Bachelier, éditeur.

Dubos sc.

F

Fig. 18.

Fig. 30.



ig.

Dulos sc